

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

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

2023 Vol. 80
No. 3 (476)



U KRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

A JOURNAL
FOR BOTANY & MYCOLOGY



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

Publication languages: English and Ukrainian

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief

Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors

Ganna V. BOIKO

Vera P. HAYOVA

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

Editorial Assistant

Mariya D. ALEINIKOVA

Front page: *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* L.M.H. Schmid & de Lange, Te Ika a Maui / North Island, Aotearoa / New Zealand (see article by Schmid et al. on pages 173–198 in this issue).

Photo by © Peter J. de Lange

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

Статті друкуються англійською та українською мовами

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор

Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора

Ганна В. БОЙКО

Віра П. ГАЙОВА

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

Відповідальний секретар

Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

На обкладинці: *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* L.M.H. Schmid & de Lange, Північний острів, Аотearoa / Нова Зеландія (див. статтю: Шмід та ін. на стор. 173–198 у цьому номері).

Фото © Пітер Дж. де Ланге



CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

SCHMID L.M.H., de LANGE P.J., MARSHALL A.J.
Leptospermum hoipolloi (Myrtaceae), a new species
from Aotearoa / New Zealand, segregated from *Lepto-*
spermum scoparium s. l. 173

Fungi and Fungi-like Organisms

HELUTA V.P. A critical revision of the powdery mil-
dew fungi (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) of Ukraine:
Erysiphe sect. *Microsphaera* 199

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

KOSAKIVSKA I.V., VOYTENKO L.V., VASYUK V.A.,
SHCHERBATIUK M.M. Morphological, physio-
logical, and molecular components of the adaptive re-
sponse to drought in the genus *Quercus* (*Fagaceae*). . . 251

BATSMANOVA L.M., TARAN N.YU., KOSYK O.I.,
ZAIMENKO N.V. Biogenic volatile organic substan-
ces of forests and their influence on climate 267

ЗМІСТ

Систематика, флористика, географія рослин

ШМІД Л.М.Г., де ЛАНГЕ П.Дж., МАРШАЛЛ А.Дж.
Leptospermum hoipolloi (Myrtaceae), новий вид
з Аотеароа / Нової Зеландії, виділений з групи
Leptospermum scoparium s. l. 173

Гриби і грибоподібні організми

ГЕЛЮТА В.П. Критичний перегляд видового
складу борошнесторосяних грибів (*Erysiphaceae*,
Ascomycota) України: *Erysiphe* sect. *Microsphaera* . . . 199

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

КОСАКІВСЬКА І.В., ВОЙТЕНКО Л.В., ВАСЮК В.А.,
ЩЕРБАТЮК М.М. Морфологічні, фізіологічні і
молекулярні складові адаптаційної відповіді пред-
ставників роду *Quercus* (*Fagaceae*) на посуху. 251

БАЦМАНОВА Л.М., ТАРАН Н.Ю., КОСИК О.І.,
ЗАЙМЕНКО Н.В. Біогенні леткі органічні речови-
ни лісів та їхній вплив на клімат. 267

Cell Biology and Molecular Biology

BOIKO S.M. An alternative application of some SSR DNA markers in experimental mycology 283

Anniversary Dates

Serving the Herbarium for a quarter of century. The 90th Anniversary of Taisiya Y. Myakushko (Omelchuk) 292

In Memoriam

In memory of Viktor A. Onyshchenko (25.05.1965 – 25.04.2023) 295

Клітинна та молекулярна біологія

БОЙКО С.М. Альтернативне застосування деяких SSR ДНК маркерів у експериментальній мікології 283

Ювілейні дати

Чверть століття на гербарній варті. До 90-річчя з дня народження Таїсії Яківни М'якушко (Омельчук) 292

Втрати науки

Світлій пам'яті Віктора Алімовича Онищенка (25.05.1965 – 25.04.2023) 295

Approved by the Academic Council of the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine (Resolution No. 9 of 29 June 2023)

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

Tel.: +380 44 235 4182

E-mail: secretary_ubzh@ukr.net

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

The State Registration Certificate: KB No. 1279-1063ПП від 11.01.2007

Technical editor O.Ye. Bondarenko

Layout D.S. Reshetnikov

Submitted for printing on 10.07.2023. Format 84 × 108/16. Typeface. Minion Pro
Conventional printed sheets 14,39. Physical printed sheets 16,15. Circulation 114 copies. Order no. 6985

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

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



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.173>

RESEARCH ARTICLE

Leptospermum hoipolloi (Myrtaceae), a new species from Aotearoa / New Zealand, segregated from *Leptospermum scoparium* s. l.

Luzie M.H. SCHMID ¹ , Peter J. de LANGE ^{1*} , Andrew J. MARSHALL ¹ 

¹ School of Environmental & Animal Sciences,
Te Pūkenga – New Zealand Institute of Skills and Technology,
Private Bag 92025, Auckland 1142, New Zealand

Address for correspondence: pdelange@unitec.ac.nz

Abstract. *Leptospermum hoipolloi* de Lange & L.M.H. Schmid sp. nov. (Myrtaceae) is segregated from *L. scoparium* J.R. Forst. & G. Forst. (sensu lato). The new species is endemic to Te Ika a Maui / North Island and the northern part of Te Wai Pounamu / South Island of Aotearoa / New Zealand. The new species is morphologically distinguished from *L. scoparium* s. str. by the distinctly sericeous, narrower, and longer (up to 30 × 6 mm) lanceolate to elliptic lanceolate leaves, larger (up to 30 mm in diameter) flowers (these white, pink-tinged, pink-streaked or red); capsules up to 15.1 × 14.1 mm (unopened) and 16.6 × 18.0 mm (opened). Three formae are recognised, f. *hoipolloi*, for those plants with shorter, narrower, glabrescent leaves, mostly white (occasionally pink tinged or red) flowers, and smaller capsules; f. *procumbens* L.M.H. Schmid & de Lange f. nov., for those plants with a decumbent / prostrate growth habit, and silver-white to silvery grey hairy leaves, larger, white, pink-tinged or pink flowers, and larger capsules; and f. *incanum* (Cockayne) de Lange & L.M.H. Schmid f. comb. & stat. nov., for those plants previously recognised as *L. scoparium* var. *incanum* Cockayne, and which have an erect shrub growth habit, with longer, often broader leaves, whose young and maturing lamina is invested in silvery-grey or grey hairs; larger white, pink-tinged or streaked, pink or red flowers and capsules. Conservation assessments using the New Zealand Threat Classification System are proposed and a revised key to the *Leptospermum* of Aotearoa / New Zealand provided.

Keywords: *Leptospermum*, *Leptospermum scoparium*, *Leptospermum hoipolloi* sp. nov., *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* f. nov., *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* f. comb. & stat. nov., Myrtaceae, Aotearoa / New Zealand, new species, new forma, taxonomy

Introduction

It has long been recognised that the single species concept of the Aotearoa / New Zealand endemic *Leptospermum scoparium* J.R. Forst & G. Forst is untenable (see de Lange, Schmid, 2021 — and references therein). Nevertheless, despite the wealth of physiological, chemical, ecological, and morphological

evidence to support taxonomic segregation (Burrell, 1965; Porter, Wilkins, 1998; Porter et al., 1998; Bond et al., 2004; Douglas et al., 2004; Buys et al., 2019; Koot et al., 2022), a single variable species, indigenous to eastern Australia, Tasmania, Aotearoa / New Zealand, and the Cook Islands (Rarotonga) has, until recently remained unchallenged (de Lange, Schmid, 2021).

ARTICLE HISTORY. Submitted 11 May 2023. Revised 22 June 2023. Published 30 June 2023

CITATION. Schmid L.M.H., de Lange P.J., Marshall A.J. 2023. *Leptospermum hoipolloi* (Myrtaceae), a new species from Aotearoa / New Zealand, segregated from *Leptospermum scoparium* s. l. *Ukrainian Botanical Journal*, 80(3): 173–198. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.173>

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

The concept of the single variable species accepted by New Zealand botanists for much of the 20th century (de Lange, Schmid, 2021 — and references therein) began to be reconsidered following the discovery of distinct chemodemes (Porter, Wilkins, 1998; Porter et al., 1998; Douglas et al., 2004) and the recognition that the honey of *Leptospermum scoparium* s. l., has medicinal properties (Molan, Russell, 1988; Molan, 1995; McDonald et al., 2018). The variability of the species and potential for taxonomic segregation was, however, not seriously considered until myrtle rust disease, caused by the rust *Austropuccinia psidii* (G. Winter) Beenken, was detected in Aotearoa / New Zealand in 2017 (Galbraith, Large, 2017; Beresford et al., 2018; Schmid et al., 2021). Following that discovery, during their panel meetings in 2016 the New Zealand Indigenous Vascular Plant Threat Listing Panel elected to recognise morphological variation through provisional segregation of putative morphodemes using informal tag names (de Lange et al., 2018). This decision, coupled with the increasing recognition of the economic potential of a hitherto neglected, widespread, morphologically variable plant, now placed at risk by *Austropuccinia psidii* (de Lange, Schmid, 2021), also prompted several studies exploring the genetic variation in the species (Buys et al., 2019; Koot et al., 2022). Those studies have shown that *Leptospermum scoparium* s. str. is a New Zealand endemic, and further that there is well supported differentiation of the species into at least three (Buys et al., 2019) or, based on a wider sampling, and a different method of analysis (Koot et al., 2022), five clades.

Buys et al. (2019) and Koot et al. (2022) provided a phylogenetic basis for further taxonomic investigation of Aotearoa / New Zealand *Leptospermum scoparium*. Both studies whilst important had different purposes. Buys et al. (2019) sought to answer questions about the relatedness of Australia and Aotearoa / New Zealand *Leptospermum scoparium* s. l. but was limited by sample size. Their study included some of the tag named entities identified by de Lange et al. (2018). Koot et al. (2022) employed a more thorough sampling that refined and expanded on the findings of Buys et al. (2019). Their study however, whilst more comprehensive at a population sampling level, was mostly limited to Māori lands, as such it did not include the full range of diversity exhibited by Aotearoa / New Zealand *Leptospermum*, and tag name entities were not specifically identified in their sampling or included across their

range of sampling. Irrespective of the clades these authors recognised, they mostly mirror many of the informally recognised tag names proposed by de Lange et al. (2018). In part that phylogenetic evidence, along with evident morphological disparity, sympatry, syntopy and ecological differentiation were used by de Lange and Schmid (2021) to segregate *Leptospermum repo* de Lange & L.M.H. Schmid from *L. scoparium* s. l. That species is one of three tag named postulates that had been recognised by de Lange et al. (2018) (*L. aff. scoparium* (a) (AK284541; "Auckland"), *L. aff. scoparium* (b) (AK247250; "coastal silver prostrate") and *L. aff. scoparium* (c) (AK191319; "Waikato peat bog") (now *L. repo*)), and one variety, *Leptospermum scoparium* var. *incanum* Cockayne present in the northern portion of Te Ika a Maui / North Island of Aotearoa / New Zealand, that fall within a clade recognised by Buys et al. (2019) and Koot et al. (2022). These tag name entities, and *L. scoparium* var. *incanum* were briefly discussed and illustrated by de Lange and Schmid (2021).

In this paper we revisit the taxonomic status of *Leptospermum* aff. *scoparium* (a) (AK284541; "Auckland"), *L. aff. scoparium* (b) (AK247250; "coastal silver prostrate") and *Leptospermum scoparium* var. *incanum*, recognising a new species *Leptospermum hoipolloi* de Lange & L.M.H. Schmid with three formae, f. *hoipolloi*, f. *procumbens* L.M.H. Schmid & de Lange, and f. *incanum* (Cockayne) de Lange & L.M.H. Schmid. For ease of reading these *Leptospermum* will be referred to from here on using these names: *Leptospermum hoipolloi*, *L. hoipolloi* f. *hoipolloi*, *L. hoipolloi* f. *procumbens*, *L. hoipolloi* f. *incanum*.

Materials and Methods

This article is based on the study of live plants cultivated over the last three decades in Auckland, Hamilton, and Wellington, Te Ika a Maui / North Island, Aotearoa / New Zealand by the corresponding author. Field work to examine *Leptospermum* variation, ecology, and zones of sympatry, was undertaken from throughout the northern part of Te Ika a Maui / North Island, Tairāwhiti / East Cape, Taranaki and north-west Nelson, Te Wai Pounamu / South Island. Examination of fresh specimens was complemented by study of herbarium specimens held at AK, CHR, WELT and UNITEC; herbarium acronyms follow Thiers (2008—continuously updated). Except for those measurements of stature and

branch / branchlet widths taken from live plants in the wild, dimensions have been derived from dried material held in AK and UNITEC supplemented with some measurements taken from extremes of variation in CHR and WELT.

Taxonomic Concept

Formal recognition has been influenced by investigation of the variation within *Leptospermum* found within the clades identified by Buys et al. (2019) and Koot et al. (2022), through field work, plant collection, cultivation of wild plants and herbarium-based investigations. Species rank has been conservatively accorded where tag name entities are widespread, sympatric / syntopic with accepted *Leptospermum* species, and exist as morphologically discrete, stable units. In this revision the rank of forma has been applied to syntopic putative or established taxonomic units (e.g., *L. scoparium* var. *incanum*) which differ from their parent taxon by *single, minor but consistent polymorphisms*, e.g., growth habit, indumentum, and which occur occasionally (at times locally abundantly) within a population (see the definition of "forma" in Davis, Heywood, 1963; Stuessy, 1990; Stace, 1991; Hamilton, Reichard, 1992). We have elected to use "forma" in preference to "variety" for *Leptospermum* because its definition is less ambiguous than that of variety, whose usage seems confused and multifaceted with obvious overlap with subspecies (Davis, Heywood, 1963). As such this rank is now little used in Aotearoa / New Zealand (Allan, 1961 c.f. Schönberger et al., 2022). Other interpretations are possible, but the fact remains that within the range of the Aotearoa / New Zealand endemic *Leptospermum scoparium*, distinct entities that co-habit are widespread, morphologically stable, and often chemically distinct. Little purpose is served maintaining a single variable species, while recognising within it an informal taxonomy of distinct morpho- or chemodemes of potential economic and cultural importance (Douglas et al., 2004; McDonald et al., 2018; Porter, Wilkins, 1998; Porter et al., 1998) requiring conservation management (de Lange et al., 2018).

Taxonomy

Leptospermum hoipolloi L.M.H. Schmid & de Lange sp. nov.

Type: AOTEAROA / NEW ZEALAND, Te Ika a Maui / North Island, West Auckland, Manukau

Harbour, near Huia, Spraggs Monument, 37.007904 S, 174.590001 E, 51 m a.s.l., P.J. de Lange 15067 & F.J.T. de Lange, 6 Oct 2021. Co-occurring species: *Kunzea robusta* de Lange & Toelken, *Coprosma robusta* Raoul, *Dracophyllum sinclairii* Cheeseman, and *Gleichenia dicarpa* R. Br. (habitus — <https://inaturalist.nz/observations/97306874>). **Holotype:** AK386153A (Fig. 1), AK386153B (Fig. 2), one specimen mounted on two herbarium sheets containing 13 parts of the same individual plant as follows: AK386153A — one flowering and one fruiting branch, two portions of branchlets showing bark, and AK386153B — one flowering branch. **Isotypes:** NSW, UNITEC12920.

Life Science Identifier (LSID): urn:lsid:ipni.org:names:77319002-1

Diagnosis. Distinguished from *Leptospermum scoparium* s. str. with which it often grows by the sericeous, narrower and longer (up to 30 × 6 mm) lanceolate to elliptic lanceolate leaves, larger (up to 30 mm in diameter) flowers (these white, pink-tinged, pink-streaked or red); pink, red, amber or brown (sometimes yellow-green) style up to 4.5 mm long at anthesis, elongating to 5.2 mm after anthesis; stigma flat, pink, red, dark amber-brown, up to 1.3 mm in diameter at anthesis, expanding to 1.6 mm following anthesis; capsules up to 15.1 × 14.1 mm (unopened) and 16.6 × 18.0 mm (opened).

Growth habit (Fig. 3) — trees, erect or trailing shrubs attaining heights of up to 10 m tall or, if decumbent, with prostrate trailing stems forming ± circular patches up to 6 m diameter, and 1 m tall. **Trunk** — usually unbranched at base, up to 0.3 m d.b.h., usually devoid of branches in lower 1/3 to 1/2, in decumbent plants trunk not evident. **Bark** — usually loosely attached, chartaceous to semi-coriaceous, flaking readily, shards irregular, often with sinuous margins, adaxially charcoal grey or grey, abaxially reddish. **Branches** — 3 or more, erect, semi-erect or widely spreading, young stems copiously covered in (0.20–0.35–)0.40(–0.52) mm long, white, straight to slightly flexuous, sericeous, antrorse-appressed hairs, usually but not always glabrescent with age. **Vegetative bud scales** — 3–8, mostly shedding soon after vegetative growth commences, rarely with a few persistent, (0.4–)0.8–1.0(–1.2) × (0.3–)0.6–0.7(–1.0) mm, amber to red-brown, scarious, oblong to ovoid, inner surface smooth, glossy, outer with frayed, lacerate margins or entire, basal portion densely invested in white antrorse-appressed to suberect sericeous hairs up to



Fig. 1. Holotype of *Leptospermum hoipolloi* de Lange & L.M.H. Schmid f. *hoipolloi* (AK386153A), specimen spread over two sheets AK386153A and AK386153B (Fig. 2)



Fig. 2. Holotype of *Leptospermum hoipolloi* de Lange & L.M.H. Schmid f. *hoipolloi* (AK386153A), specimen spread over two sheets AK386153A (Fig. 1) and AK386153B

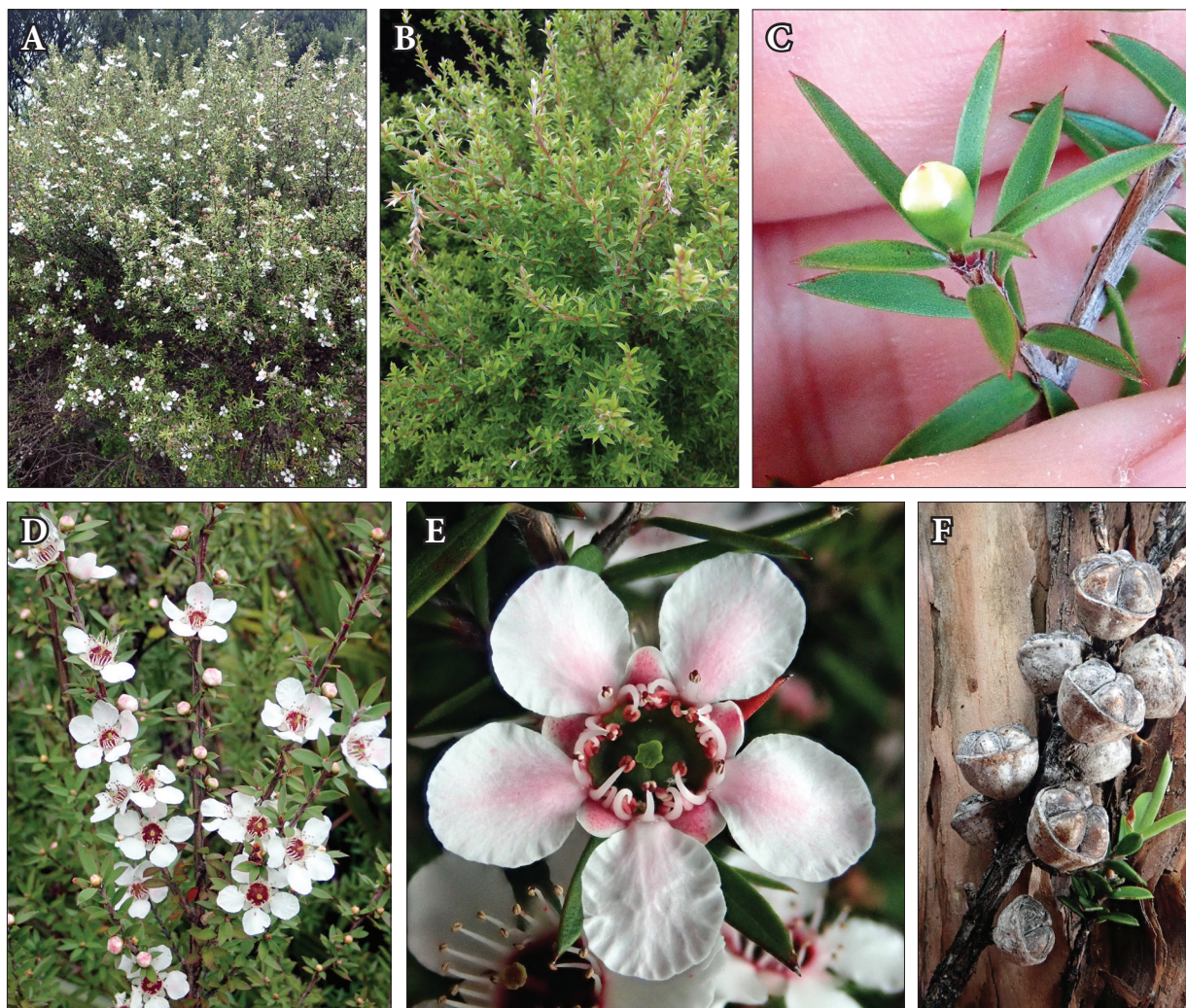


Fig. 3. *Leptospermum hoipolloi* de Lange & L.M.H. Schmid f. *hoipolloi*. A: Growth habit at type locality, Spragg Monument, Kaitarakihi, near Huia, Manukau, Te Ika a Maui / North Island; B: Foliage, Fletchers Bay, Coromandel Peninsula, Te Ika a Maui / North Island; C: Mature leaves and flower bud Motatau, Northland, Te Ika a Maui / North Island; D: Flowering branchlets, Spragg Monument, Kaitarakihi, near Huia, Manukau, Te Ika a Maui / North Island; E: Flower with pink-flushed sepals and petal bases, Lake Waiparaheka, Ngawha Springs, Te Ika a Maui / North Island; F: Unopened, mature fruiting capsules, Spragg Monument, Kaitarakihi, near Huia, Manukau, Te Ika a Maui / North Island (all images: P.J. de Lange)

0.1 mm long. **Leaves** — crowded along branchlets, spicy-scented when crushed, divergent to spreading, (5.0–)9.6–17.5 (–30.0) × (2.2–)2.8(–6.0) mm, dull to semi-glossy green, dark green, sometimes glaucescent; lamina lanceolate, elliptic lanceolate, flat to weakly concave, shortly acute or sometimes acuminate, rarely cuspidate, acumen if present up to 1.2 mm long, bases cuneate to attenuate, margins minutely denticulate; surfaces on young growth sericeous either near base and along midrib, and along leaf margin, maturing ± glabrescent or with

adaxial and abaxial surfaces copiously covered with hairs, these either persisting on mature leaves or ± persisting on basal portion of leaf and along portions of leaf margin (especially toward base); oil glands numerous, more evident when dry. **Perules** — 4–6, shedding at bud burst, (0.4–)0.6–0.8(–1.2) × (0.4–)0.6–0.8(–1.0) mm, glabrous, hyaline, amber to pale red-brown, scarios, orbicular, margins usually entire or sometimes frayed, inner surface smooth, glossy. **Inflorescence** — monadic on short axillary brachyblasts or on long, 300 mm long or more,

terminal shoots. **Prophylls** — caducous, 2, 0.1–0.2 mm long, oblong, midrib scarcely developed, green to red-green when fresh, tan when dry, abaxial surface densely invested in white sericeous hairs. **Pedicels** — sessile or subsessile, 0.1–0.4 mm long at anthesis, sometimes elongating to 3.6 mm after anthesis, terete, sparsely invested with antrorse-appressed, sericeous white hairs. **Flower buds** — clavate, tholiform with calyx lobes not meeting; living flowers when fully expanded (18–)24(–30) mm in diameter. **Hypanthium** — (4.5–)6–4(–8.0) wide, by (2.3–)3.3(–4.2) mm, yellow-green, green, or pale honey-brown, obconic, obconic-funnelform, terminating in a slightly thicker rim bearing five calyx lobes; surface smooth (wrinkling in dry specimens) finely glandular punctate, glabrous. Calyx lobes 5, spreading, 2.6–2.8 × 2.6–2.8 mm, caducous, broadly deltoid to ovate, with rounded apices, glabrous or very rarely with margins sparsely ciliate, oil glands colourless. Receptacle initially pale pink (sometimes pale green / yellow green), colour usually intensifying to dark red at anthesis. **Petals** — 5(–6), spreading, 6.7–8.5(–11.0) × 4.6–10.2 mm, white, pink-tinged, pink-streaked, pink or very rarely red, orbicular, apex obtuse to rotund, margins finely crimped, oil glands not evident. **Stamens** — (18–)28(–36–40), arranged in 1(–2) whorls adnate to receptacular rim, filaments white, pink- or more rarely green-tinged (usually near base), or completely pink or carmine. Antipetalous stamens 3–4, antisepalous 4(–6). Outermost antipetalous stamens erect or weakly incurved, sometimes petaloid, on filaments (1.0–)2.3–2.8 mm long, occasional inner whorl of 2 stamens present, these erect or incurved, 1.0–1.3 mm long, positioned at base of the outermost antipetalous pair. Antisepalous stamens usually shorter than antipetalous, on filaments 1.0–1.8 mm long, incurved, erect or in mixtures of both. Anthers dorsifixed 0.3–0.5 × 0.12–0.16 mm, ovoid, latrorse, pale pink, red or dark red. Pollen white to cream. Anther connective gland 0.26 mm long, amber or pale pink, narrowly obovoid. **Ovary** — 5(–7)–locular, each loculus with 80 or more ovules, set in 8 rows on each placental lobe. Style (2.6–)3.8–4.5 mm long at anthesis, elongating to 5.2 mm after anthesis, pink, red, amber or brown (very rarely yellow green); stigma (0.60–)0.70–1.3 mm in diameter at anthesis, expanding to 1.6 mm following anthesis, flat, pink, red, dark amber brown, at

anthesis, finely papillate rugulose. **Fruits** — persistent, woody, (8.3–)10.3(–15.1) × (8.2–)14.1 mm (unopened), (8.8–)12.3(–16.6) × (9.3–)18.0 mm (opened), pale brown grey to grey, broadly obconic, turbinate, (sometimes hemispherical / globose), centre often with persistent style remnant, valves 5(–7), exerted as a dome, indented at centre, ± symmetrical with base. Valves opening on dead branches or following fire. **Seeds** — 2.4–2.6(–2.8) × 0.22–0.26 mm, linear, linear-cuneiform, curved, flexuous to sigmoid, laterally compressed or terete, 2–4-angled, apex truncate or acute, testa dull or glossy, orange-brown, glabrous, longitudinally striate. Chromosome Number: $2n = 22$, $n = 11_{II}$ (de Lange, Murray, 2004, AK284541)

Etymology. The epithet "*hoipolloi*" is the Greek term for 'the many' (derived from two Greek words 'hoi' [definite article, $\acute{o}\iota$ in Greek] and 'polloi': $\acute{o}\iota$ πολλοί) in English is usually taken to refer to 'the masses; common people' or even 'rabble' (Dervson, Kennedy, 2005: 516; Duretto, 1999). It is used here to reflect the fact that the new species, which is extremely common, has previously been regarded as part of a common, variable, species *Leptospermum scoparium*. In its English usage the epithet is plural and should be treated here as indeclinable.

Notes. Three taxa distinguished at the rank of 'forma' are here recognised within *Leptospermum hoipolloi* — f. *hoipolloi*, f. *procumbens*, f. *incanum*. These are formally described below.

Affinities. *Leptospermum hoipolloi* (f. *hoipolloi*, f. *procumbens*, f. *incanum*) and *L. repo* belong to the northern Te Ika a Maui / North Island clade of *L. scoparium* s. l. (Buys et al., 2019; de Lange, Schmid, 2021; Koot et al., 2022 (as "NNI" clade)). However, unlike f. *procumbens* and f. *incanum*, f. *hoipolloi* extends beyond the limits of other members of that clade. It was not recognised south of the northern portion of Te Ika a Maui / North Island by Buys et al. (2019) as their limited sampling necessarily precluded specimens judged to be the same entity outside that area, and it does not seem to have been included by Koot et al. (2022) in their sampling south of their NNI either based examination of relevant vouchers in CHR. *Leptospermum hoipolloi* (f. *hoipolloi*, f. *procumbens*, f. *incanum*) and *L. repo* plants differ from the type of *Leptospermum scoparium* by their consistently longer, lanceolate, elliptic-lanceolate to linear leaves, larger flowers (these often pink-tinged or pink), and larger, often globose capsules (de Lange, Schmid, 2021).

Leptospermum hoipolloi* L.M.H. Schmid & de Lange f. *hoipolloi

Growth habit (Fig. 3A–F) — shrub or tree (1–)3(–10) m tall, sometimes much reduced in extreme acid wetlands, then attaining heights of 100 mm or less. **Leaves** — (5.0–)9.6–17.5(–22.0) × (2.2–)2.8(–3.1) mm; lamina lanceolate, elliptic lanceolate; surfaces on young growth sericeous near base and along midrib, and along leaf margin, maturing ± glabrescent with hairs ± persisting on basal portion of leaf and along portions of leaf margin (especially toward base). **Flowers** — when fresh and fully expanded (18–)20(–24) mm in diameter. **Hypanthium** — (4.5–)6.4(–8.0) wide, by (2.3–)3.3(–4.2) mm. **Petals** — 5(–6), spreading, 6.7–7.3(–8.3) × 5.2–7.4 mm, white, pink-tinged, pink or very rarely red, orbicular, apex obtuse to rotund, margins finely crimped, oil glands not evident. **Fruits** — persistent, woody, (8.3–)10.3(–14.4) × (8.2–)12.2 mm (unopened), (9.2–)12.3(–16.6) × (9.3–)15.4 mm (opened). Chromosome number: $2n = 22$, $n = 11_{II}$ (de Lange & Murray 2004, AK284541)

Representative Specimens (out of 787 seen). Aotearoa / New Zealand. Manawa Tāwhi / Three Kings Islands: Manawa Tāwhi (Great Island), G.T.S. Baylis, 3 Dec 1945, AK22812; Manawa Tāwhi (Great Island), above Castaway Stream, P.J. de Lange s.n., 2 Dec 1995, AK22814. Te Ika a Maui / North Island: Mangamuka, c. 2 km north of bridge near roadside cemetery, P.J. de Lange 13192 & C.M. Beard, 22 Sep 2016, AK362918; Kāeo vicinity, at junction of Otangaroa and Taratara Roads, A.E. Orchard 3597, 14 Oct 1972, AK130897; Kaipara, near Glorit, Mataia QE II Covenant, P.J. de Lange 15046 & T.J.P. de Lange, 9 Dec 2020, UNITEC12812; West Auckland, Waitakere Ranges, Mt Zion descent to Karekare, P.J. de Lange 15556 & T.J.P. de Lange, 24 Nov 2021, UNITEC13719; South Kawhia, Taumatotara Range, Coe's Road turnoff, P.J. de Lange 15549 & L.M.H. Schmid, 12 Jan 2022, UNITEC13713; Eastern Taranaki, Tahora, Ohura Road, near Tahora Saddle, P.J. de Lange 15552 & G.M. Crowcroft, 4 Jan 2022, UNITEC13716; South Taranaki, Mangawhio, Lakes Road, Lake Mangawhio, P.J. de Lange 15388, 2 Mar 2022, UNITEC13667; Ohiwa Harbour, Wainui, P.J. de Lange 15516 & L.M. Fisher, 28 Oct 2022, UNITEC13652; Tairāwhiti (East Cape), Raukūmara Range, Takaputahi, P.J. de Lange 15512 & L.M. Fisher, 28 Oct 2022, UNITEC13648; Nūhaka — Opoutama Road, P.J. de Lange 15524 & L.M. Fisher, 1 Nov 2022, UNITEC13660; Hawke Bay, Pacific

Coast Highway (State Highway 2), Wairoa Look-out, P.J. de Lange 15523 & L.M. Fisher, 1 Nov 2022, UNITEC13659; Karori, T. Kirk s.n., 7 Jan 1889, WELT-SP044300. Te Wai Pounamu / South Island: Onetahua / Farewell Spit, near Lighthouse, M.J.A. Simpson 4563, 19 May 1965, CHR148929; Tasman Bay, Waimea Inlet, Moturoa, Bird Island (between Rough and Rabbit Islands), D.G. Drury s.n., 20 Nov 2006, CHR659360; Golden Bay, Collingwood, W.R.B. Oliver s.n., 13 Dec 1945, WELT-SP035529; North West Nelson, Kahurangi National Park, Upper Takaka River, Asbestos Mine, P.J. de Lange 15274 & D.J. Blanchon, 2 Feb 2022, UNITEC13135; Marlborough Sounds, Ship Cove, A.P. Druce s.n., 6 Dec 1953, CHR84822; Marlborough Sounds, Blackwood Bay, W.R. Philipson s.n., 10 Jun 1989, CHR397758; West Coast, near Charleston, D. & G.C. Kelly s.n., Nov 1973, CHR250127.

Distribution (Fig. 4). Endemic to Aotearoa / New Zealand where it is indigenous to Te Ika a Maui / North Island and the north-western part of Te Wai Pounamu / South Island. *Leptospermum hoipolloi* is most common in the northern part of Te Ika a Maui / North Island, ranging south from Te Paki to the lowlands of the Central Volcanic Plateau, and Taranaki / Whanganui regions. It is scarce in the east of Te Ika a Maui / North Island, though present in scattered sites from Tairāwhiti south through Hawkes Bay to the Wairarapa and Wellington regions. In Te Wai Pounamu / South Island, it is locally common in parts of north-west Nelson extending locally along the west coast to at least Charleston. It is also known from a few locations in the Marlborough Sounds, and from portions of coastline and islands within the Waimea Inlet, Tasman Bay it is otherwise seemingly absent from the rest of that island. Outside these natural occurrences, it has been planted widely throughout the main islands of Aotearoa / New Zealand for the Mānuka Honey Industry, as a horticultural subject, and as part of restoration plantings (usually known as *L. scoparium* s. l., which we now consider a name misapplied to our newly described taxon). From these sources it has often naturalised, a situation that explains its localised occurrences on Rēkohu (Chatham Island) — Ōue Creek, Waiteki / Waitangi (P.J. de Lange CH368 & J.W.D. Sawyer, AK295080), and near the Chatham Islands Airport (P.J. de Lange CH4207, UNITEC13751).

Habitats and co-associated flora species. *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* may be found in a

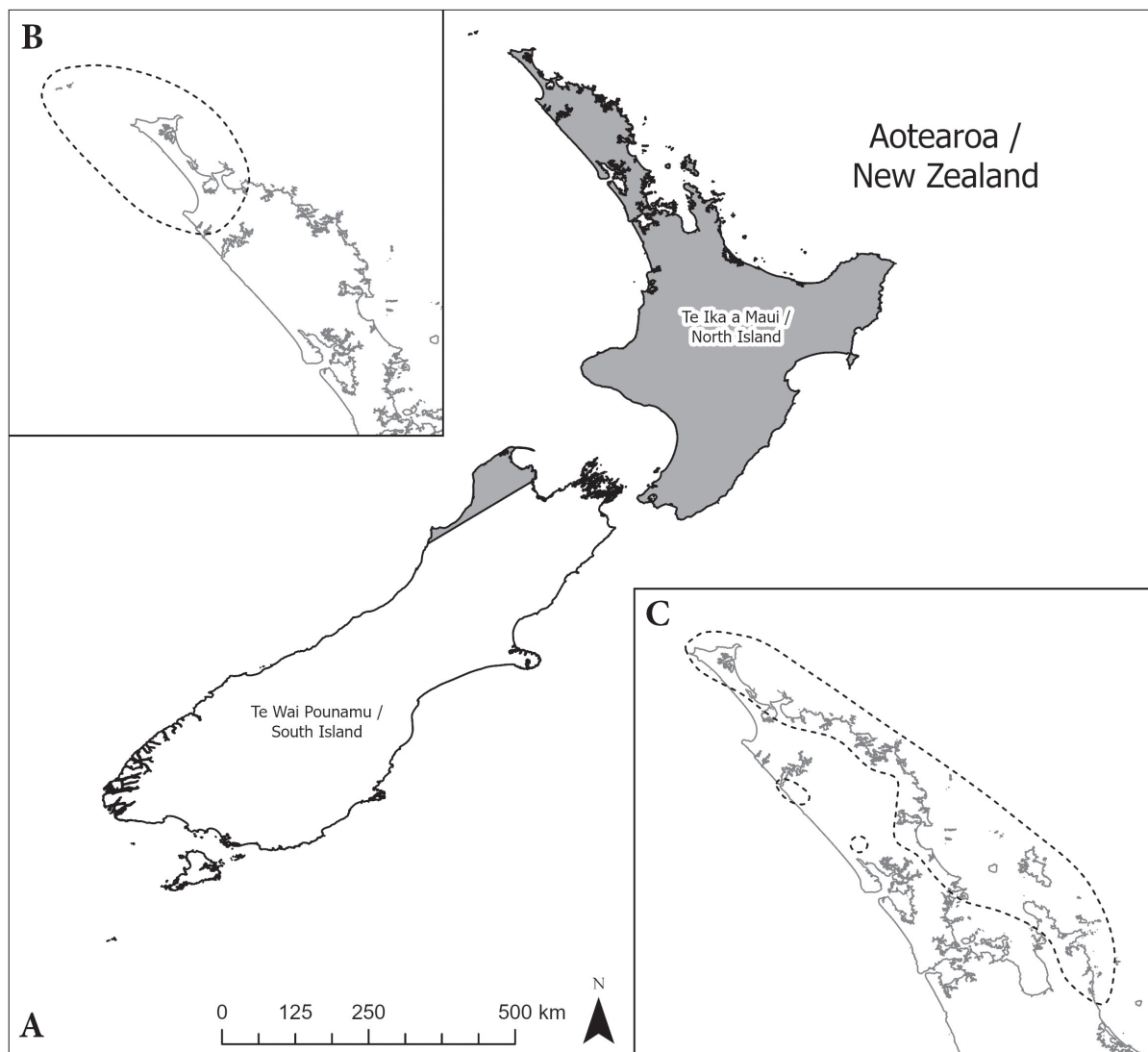


Fig. 4. Generalised distribution of *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* (A), f. *incanum* (B) and f. *procumbens* (C), Aotearoa / New Zealand

range of habitats from the coast to subalpine (0–900 m a.s.l.) on a range of substrates including igneous, ultramafic, sedimentary rocks, mobile sand, alluvium, peat and soils derived from these. The species is most commonly found in coastal to lowland / montane areas, especially in regenerating shrubland and gumland. In the far northern part of its range, notably on the Te Aupōuri Peninsula and along the eastern coastline of Northland it is frequently sympatric with *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens*, *L. hoipolloi* f. *incanum*, *Kunzea amathicola* de Lange & Toelken, *K. linearis* (Kirk) de Lange & Toelken, and further south with *K. robusta* de Lange et

Toelken. In some of these locations, e.g. Kauere (34.736097 S, 173.113393 E, c. 9 m) and Takatū Peninsula (36.363678 S, 174.864887 E, c. 18 m), there is some suggestion of hybridisation between f. *hoipolloi* and f. *procumbens*. Peculiarly, throughout the peat bogs and wetlands of Te Aupōuri, Karikari Peninsula, and the Kaitaia lowlands, *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* is locally dominant (sometimes co-dominant with f. *incanum*). These are habitats which in the greater Waikato region are exclusively occupied by *L. repo* with *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* populations in that region tending to grow on clay and other non-waterlogged soils instead (de Lange, Schmid,

2021). However, in other locations, notably on the Coromandel Peninsula, parts of the Bay of Plenty, and, at least historically, in Taranaki, *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* co-occurs (or once did) with *Leptospermum repo*.

Throughout Te Ika a Maui / North Island but especially in locations south of the western Waikato and the Mamaku Plateau, *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* can be found growing with *L. scoparium* s. str. (Fig. 5). Within the northern portion of the Central Volcanic Plateau it grows with other variants allied to *L. scoparium* s. str. In the southern inland portions of Tairāwhiti / East Cape, and in a few places along the coastline *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* can be locally common, extending into the foothills of the Raukūmara Range, but in the north from near Pōtaka thence east and south to Uawa (Tolaga Bay) it is mostly replaced in coastal areas and lowlands by *Leptospermum* aff. *scoparium* (d) (AK286289; East Cape) (P.J. de Lange unpubl. data).

In Te Wai Pounamu / South Island, *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* is mostly confined to the north-west and there it is most common in the sand country of Farewell Spit, in pockets around Whanganui Westhaven and the Wakamarama Range with sporadic occurrences as far south as Charleston at least. In these locations plants are widely sympatric with *Leptospermum scoparium* s. str.

Phenology. *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* may be found flowering throughout the year. However, flowering often peaks in late winter to spring (August–October) sometimes with a secondary flowering peak around December–January.

Affinities. Throughout its range *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* is sympatric with *L. scoparium* s. str. From that species *L. hoipolloi* is easily distinguished by the consistently longer, narrower, lanceolate leaves, whereas *L. scoparium* s. str. has broadly ovate, oval to orbicular, or broadly elliptic, ovate-elliptic leaves that are sharply acuminate. The mature leaves of *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* are glabrescent though they usually retain some indumentum on their margins (especially toward the base); however, in *L. scoparium* s. str. the mature leaves tend to be completely glabrous; hairs if present are usually on the basal adaxial surface and then only sparsely so. *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* has slightly larger flowers than *L. scoparium* (up to 24 mm diameter c.f. up to 20 mm in *L. scoparium*). As a rule, *L. scoparium* has white petals; however, pink-tinged

and completely red petals are also known in *L. scoparium* so these are not diagnostic.

Morphologically *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* (and f. *incanum*) differs from *L. repo* by its more heavily branched growth habit and wider (2.2–3.1 mm c.f. 0.3–2.0 mm wide) lanceolate, elliptic-lanceolate, sharply acute, often distinctly acuminate leaves. When fully expanded, these are set at 60–80° rather than 85–90° to the branch axis, and due to their width, often obscure the branchlet internodes, such that the branchlets appear to be "leafier" than they really are. This contrasts with finer, more divergent leaves of *L. repo*, whose positioning exposes the branchlets internodes, imparting the impression that this species has fewer leaves than it does. The mature leaves of *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* are also more consistently hairy, along the leaf margins, midrib and particularly near the leaf base. The leaves of *L. repo* are glabrous or nearly so. The flowers of *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* are usually larger than those of *L. repo* (up to 24 mm diameter, as compared to 15 mm in *L. repo*), and whilst usually white, may also be pink-tinged, pink (the pink colour being more common in the northern part of the species range) or red (e.g., R.H. Matthews s.n. & H. Carse, CHR296471). Another difference is that the stamen filaments of *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* though usually white, may be pink- or more rarely green-tinged (usually near base), or completely pink or carmine. The stigma and style of *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* mature pink, red, amber, or brown (very rarely yellow green) rather than uniformly green in *L. repo* (de Lange, Schmid, 2021).

In the northern part of its range *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* is found growing syntopically with f. *incanum* with no apparent ecological differentiation. Morphologically both taxa are similar except that the young emergent and maturing foliage of *L. hoipolloi* f. *incanum* is densely invested in long silvery grey appressed hairs, which in extreme examples impart a greyish appearance to the plant.

On coastal headlands, rock outcrops and open ground in Northland and the eastern Waikato *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* is sympatric with, and commonly grows syntopically with *L. hoipolloi* f. *procumbens*. The key distinction between these two taxa is that *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* has a decumbent growth habit with sprawling, prostrate stems (these often layering), pendulous branchlets, and distinctly silver hairy leaves (for other differences and a discussion on choice of rank



Fig. 5. *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* (top plant) and *L. scoparium* s. str. (bottom) plant growing syntopically, Karekare / Mt Zion Track, Waitakere Range, West Auckland, Te Ika a Maui / North Island (image: P.J. de Lange)

see under f. *procumbens* below). This distinction whilst clear-cut in the field renders herbarium recognition problematic unless the collector has stated the growth habit.

Conservation Status. *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi*, as *Leptospermum* aff. *scoparium* (a) (AK284541; Auckland), has been listed by de Lange et al. (2018) as "Threatened / Nationally Vulnerable" qualified "DP [Data Poor]", "De [Designated]" using the New Zealand Threat Classification System (Townsend et al., 2008). No threat pathway was specified for this assessment.

This step was taken because of the perceived threat of myrtle rust disease, caused by the rust fungus *Austropuccinia psidii*. This rust was first reported from Aotearoa / New Zealand in May 2017, after which it has spread rapidly throughout the North Island and northern South Island (Galbraith, Large, 2017; Beresford et al., 2018; Schmid et al., 2021). At the time the threat listings for the New Zealand Vascular Flora was being finalised (May 2017) the detection of the rust was considered sufficient to review the threat status of all New Zealand *Myrtaceae* (see Introduction above and de Lange et al., 2018). *Leptospermum scoparium* s. l. was suspected of being susceptible on the basis of attacks on plants of this species cultivated in Australia (MPI n.d. <https://www.myrtlerust.org.nz/assets/Uploads/Suseptible-MR-Species.pdf> — accessed 25 May 2021). Subsequent research has now confirmed that *Leptospermum scoparium* s. l. is susceptible (Grant et al., 2020) though attacks on the Aotearoa / New Zealand members of this species complex outside cultivation are so far uncommon (see <https://inaturalist.nz/taxa/549208-Austropuccinia-psidii> — accessed 25 May 2021).

Whether or not the high threat listing allocated by de Lange et al. (2018) for *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* is appropriate remains to be confirmed. In the interim between conservation assessments, *Austropuccinia* is still expanding its range and widening its host range on Aotearoa / New Zealand *Myrtaceae*; only time will tell what the full impact of this rust is on *Leptospermum*.

Therefore, pending the next national threat listing of the Aotearoa / New Zealand indigenous vascular flora (meeting held in 2022, listing in preparation due for publication in 2024), and cognisant of the ongoing spread of *Austropuccinia psidii*, the current threat status is not contested here. The only issue is that the qualifier 'DP' *sensu* Townsend et al.

(2008) had now been partitioned (Rolfe et al., 2019) such that for this species the qualifiers 'DPS' [Data Poor: Size] and 'DPT' [Data Poor: Trend] are suggested here, as there are no accurate estimates of the population size for this species, while the rate of decline is unknown, merely anticipated (hence the qualifier 'De' used by de Lange et al., 2018).

***Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens*
L.M.H. Schmid & de Lange f. nov.**

Type: AOTEAROA / NEW ZEALAND, Te Ika a Maui / North Island, Te Aupōuri, Ōtaipango, (Henderson Bay), Kauere Road, Kauere coastal track walk. Latitude 34.735950 S, Longitude 173.113294 E. Co-occurring species: *Acacia longifolia* (Andrews) Willd. subsp. *longifolia*, *Cassyltha paniculata* R. Br., *Cortaderia selleana* (Schult. & Schult. f.) Aschn. & Graebn., *Leptecophylla juniperina* (J.R. Forst. & G. Forst.) C.M. Weiller subsp. *juniperina*, *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum*, *Leucopogon fraseri* A. Cunn., *Leucopogon fasciculatus* (G. Forst.) A. Rich., *Metrosideros excelsa* Sol. ex Gaertn., *Pteridium esculentum* (G. Forst.) Cockayne, *Schoenus brevifolius* R.Br. and *Rytidosperma racemosum* (R. Br.) Connor & Edgar (habitus — <https://inaturalist.nz/observations/34391915>). **Holotype:** P.J. de Lange & T.J.P. de Lange AK386179 (Fig. 6). **Isotypes:** NSW, UNITEC12810.

Life Science Identifier (LSID): urn:lsid:ipni.org:names:77318993-1

Diagnosis. Distinguished from *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* and *L. hoipolloi* f. *incanum* by the procumbent growth habit.

Notes. Treating *L. hoipolloi* f. *procumbens* as a full species allied to *L. hoipolloi*, or alternatively as a sporadically occurring 'sport' within that species were both considered. Relegation to an unranked 'sport' we feel is not merited as f. *procumbens* is widespread, at times locally dominant, forms true-breeding populations, and is popular in cultivation (see below) so merits some level of taxonomic recognition. Species rank we consider inappropriate because, aside from the distinctive growth habit, we can find no other consistent morphological characters to warrant that higher rank. Therefore we have elected to use the rank of 'forma' in the sense of Garnock-Jones & Molloy (1982), Heenan (1998), and de Lange & Cameron (1999) for minor genetically fixed variation found exclusively within a larger gene pool of the same parent species, e.g., *Hebe amplexicaulis* f. *hirta* Garn.-Jones



Fig. 6. Holotype of *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* L.M. Schmid & de Lange (AK386179)

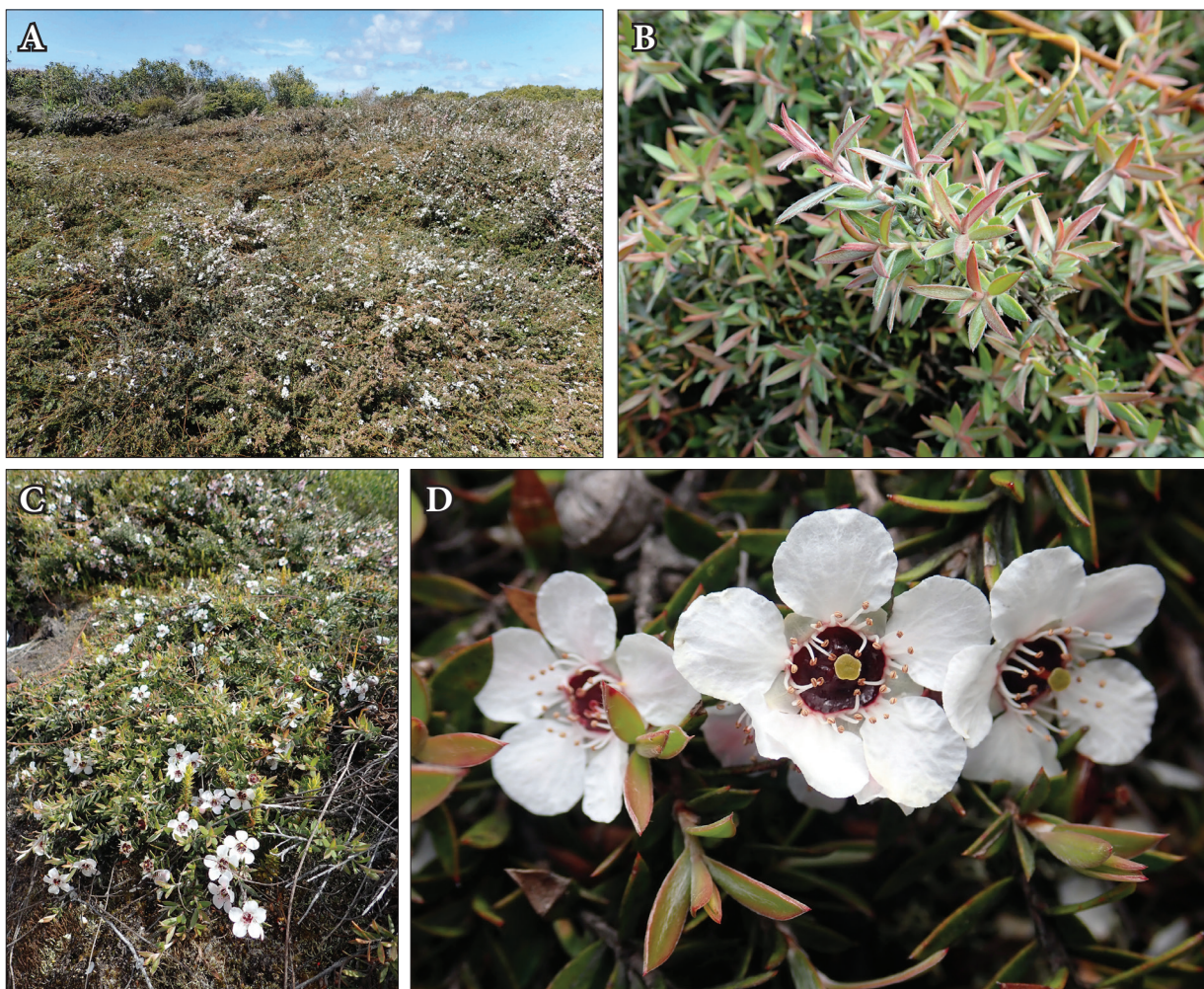


Fig. 7. *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* L.M.H. Schmid & de Lange – all images from the type locality, Kauere coastal track, Kauere, Ōtaipango (Henderson Bay), Te Aupōuri, Te Ika a Maui / North Island. A: Growth habit and habitat; B: Foliage; C: Flowering branchlets; D: Flowers (all images: P.J. de Lange)

& Molloy, *Mazus novaezeelandiae* f. *hirtus* Heenan and *Xeronema callistemon* f. *bracteosa* (L.B. Moore) de Lange & E.K. Cameron. This usage differs from the way Connor (1991) and Gardner (1997) applied that rank for allopatric variation in *Chionochoa* Zotov and *Macropiper* Miq. respectively but seems more consistent with that advocated for forma internationally (see Stuessy, 1990; Stace, 1991; Hamilton, Reichard, 1992; de Lange, 2012).

Growth habit (Fig. 7A–D) — trailing, silvery-grey or grey-green shrub with prostrate often interlacing branches that may layer on contact with soil, branches overlapping, forming ± circular patches up to 6 m diameter, and up to 1 m tall. **Leaves** — (5.6–)11.0–14.0(–24.0) × 2.2–2.8(–3.8)

mm, initially silver-white to silvery-grey (due to dense hair covering), maturing red-green, green or dark green; lamina broadly lanceolate to elliptic lanceolate, usually weakly concave, acute, minutely or distinctly cuspidate, bases narrowly cuneate, attenuate, margins minutely denticulate; surfaces densely sericeous, hairs white, usually persistent, rarely shedding on some specimens; oil glands numerous, more evident when dry. **Flowers** — when fully expanded (9–12–)20(–24) mm in diameter. **Hypanthium** — (4.0–)4.6(–6.0) × (1.5–)2.0(–4.4) mm. **Petals** — 5, spreading, (3.5–)4.3(–7.3) × (3.5–)5.3(–6.3) mm, usually white, sometimes pink-tinged, or pink, orbicular, apex obtuse to rotund, margins finely crimped, oil glands not

evident. **Fruits** — persistent, woody, (8.5–)10.1 × 15.1 mm (unopened), (8.8–)10.3 × 15.5(–18) mm (opened). Chromosome number: $2n = 22$, $n = 11$ (P.J. de Lange unpubl. count, UNITEC12810)

Representative Specimens (out of 65 seen).

Aotearoa / New Zealand. Te Ika a Maui / North Island: Manawa Tāwhi (Three Kings Islands), Manawa Tāwhi, 'Entomology Division' [presented G.W. Ramsay s.n.]. n.d., CHR215802; Te Pahi, North Cape Scientific Reserve, North Cape Plateau, above Quarry, P.J. de Lange 9422, 17 Nov 2010, AK319498; Te Pahi, Cape Rēinga, P.J. de Lange 4170, 18 Jan 2000, AK247250; Te Pahi, south of Scott's Point and Ruakawa Bay, J. Collings s.n., 16 Jun 2009, AK359480; Te Aupōuri, Henderson Point, E.K. Cameron 9697, 1 Jul 1999, AK239605; Te Aupōuri, Ōtaipango (Henderson Bay), Kauere — Ōtaipango Coastal Track, P.J. de Lange 14989 & T.J.P. de Lange, 30 Sep 2019, UNITEC12430 (DUPLICATE: AK) (whole plant on sheet); Te Aupōuri, Ōtaipango (Henderson Bay), Kauere — Ōtaipango Coastal Track, P.J. de Lange 14984 & T.J.P. de Lange, 30 Sep 2019, UNITEC12430 (whole plant on sheet); Te Aupōuri, Ōtaipango (Henderson Bay), Kauere — Ōtaipango Coastal Track, P.J. de Lange 14986 & T.J.P. de Lange, 30 Sep 2019, UNITEC12427 (DUPLICATE: AK) (hermaphrodite flowering branch and vegetative branch); Te Aupōuri, Rarawa, Henderson Point, L.J. Forester s.n., 11 Oct 1996, AK294484; Te Aupōuri, Ōtaipango (Henderson Bay), Kauere — Ōtaipango Coastal Track, P.J. de Lange 14988 & T.J.P. de Lange, 30 Sep 2019, UNITEC12430 (whole plant on sheet); Te Aupōuri, Ōtaipango (Henderson Bay), Kauere — Ōtaipango Coastal Track, P.J. de Lange 14985 & T.J.P. de Lange, 30 Sep 2019, UNITEC12430 (whole juvenile plant on sheet); South of Mitimiti, L.J. Forster s.n. 11 Oct 2004, AK291098; Hokianga Harbour Mouth (south side), Outer South Head, Ārai Te Uru, P.J. de Lange 9238 & A.J. Townsend, 1 Sep 2010, AK316321; Waimamaku, Waimamaku Beach, R.C. Cooper s.n., 9 Jun 1966, AK126795; Waipoua, Kawerua, B.S. Parris s.n., Jul 1969, AK128183; Bay of Islands, Cape Brett, G.I. Collet s.n., Sep 1964, CHR153762; Aotea / Great Barrier Island, Maungapiko Summit, W.R. Sykes 290/86, 26 Nov 1986, CHR437460.

Distribution (Fig. 4). Endemic to Te Ika a Maui / North Island of Aotearoa / New Zealand where *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* ranges from Te Pahi south to at least Pakū Hill, Tairua, Coromandel Peninsula.

Etymology. The epithet "*procumbens*" Latin for 'prostrate', 'sprawling' (Stearn, 1992) refers to the distinct decumbent growth habit of the species, whose branches are flat and sprawling.

Habitats and co-associated flora species. *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* is a mostly coastal (rarely lowland) plant that colonises open ground, coastal cliffs, and headlands. In these habitats it is widely sympatric with *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi*, and in the northern part of its range f. *incanum*. Because of its northerly distribution it is less commonly found growing with *L. scoparium* s. str. *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* seems to have a naturally sparse distribution and except for North Cape it is rarely abundant over most of its range. In its preferred habitat it favours bare ground and exposed rock where it may form dense, almost impenetrable tangles up to a metre deep. Other than *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi*, common associates include *Kunzea linearis*, *K. robusta*, *Coprosma repens* A. Rich., *C. rhamnoides* A. Cunn., *C. robusta* Raoul, *Doodia australis* (Parris) Parris, *Geniostoma ligustrifolium* A. Cunn. var. *ligustrifolium*, *Veronica* L. spp., and *Pteridium esculentum*. At North Cape, on the ultramafic suite of rocks it is abundant, co-habiting with a diverse assemblage of plants, many endemic to that area (for descriptions of this see de Lange, 1997, 1998; de Lange, Heenan, 2001; de Lange et al., 2003). Elsewhere in Te Pahi and on the adjoining Te Aupōuri Peninsula, *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* may be found growing on consolidated sand within dune field, sandstone, and basalt rock outcrops. Further south, *L. hoipolloi* f. *procumbens* occurs in widely scattered, often small (< 20 plants) populations on coastal headlands and talus slopes where it often grows with f. *hoipolloi*.

Phenology. *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* may be found flowering throughout the year. However, flowering often peaks in late winter to spring (August–October) sometimes with a secondary flowering peak around December–January.

Affinities. It is the decumbent, prostrate growth habit that separates *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* from f. *hoipolloi* and f. *incanum*. We have found no other clear, consistent distinctions. As circumscribed here *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* includes four races that were treated as tag names by de Lange et al. (2018): *Leptospermum* aff. *scoparium* (b) (AK247250; "coastal silver prostrate"), *Leptospermum* aff. *scoparium* (f) (AK319498;



Fig. 8. Decumbent race of *Leptospermum scoparium* s. l., Pillar Light, Pūponga, Te Wai Pounamu / South Island, which has affinities to *L. hoipolloi* f. *procumbens* but requires further investigation, including cultivation to confirm its taxonomic status (image: P.J. de Lange)



Fig. 9. Lectotype of *Leptospermum scoparium* var. *incanum* Cockayne (WELT-SP029389). A: Lectotype sheet; B: Close up of foliage showing disposition of hairs 'foliis pilosis' on the adaxial and abaxial leaf surfaces; C: Close up of portion of diagnosis written in the hand of Leonard Cockayne; D: Underside of the note (C) bearing a comment in the hand of Donald Petrie and 'L. Cockayne' written in Cockayne's hand (all images: P.J. de Lange)

North Cape), *Leptospermum* aff. *scoparium* (g) (AK319494; Surville Cliffs), and *Leptospermum* aff. *scoparium* var. *incanum* (h) (AK309827; North Cape). These three informally recognised races were provisionally recognised in the field by flower colour (pink vs white flowers) or other minor differences in leaf indumentum (leaves less hairy than other populations). When considered alongside

specimens encompassing the range of *L. hoipolloi* f. *procumbens* they form part of a continuum of subtle variation that we feel is better served by the recognition of a single taxon f. *procumbens*.

Similar plants occur in the lowlands of north-west Nelson, notably Golden Bay and Pūponga e.g., UNITEC11182, P.J. de Lange 14498 & T.J.P. de Lange (Fig. 8) that could be placed here. However,

these plants have smaller leaves and flowers, and the foliage is more consistently glabrous than *f. procumbens*; further the branches are not as long trailing, often suberect, and lack the same propensity to layer. We have not studied those plants in cultivation to exclude the possibility that their growth habit is habitat induced. These plants may be part of a separate north-western clade recognised by Koot et al. (2022). For now, we place them in *L. scoparium* s. l.

The distinctive growth habit of *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* has resulted in a selection of it, reputedly from cliffs above Spirits Bay (Unuwhao), Te Pahi, that is still widely grown and sold as cv. 'Wairere' (Metcalf, 1972, 1993). There is some field evidence of occasional putative hybrids between *L. hoipolloi* f. *procumbens* and *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* (Kauere Coastal Track, Ōtaipango and Takatū Peninsula, Tawharanui). Such plants can be recognised by their taller shrub-growth habit with semi-erect, initially widely spreading semi-pendent branches. Putative hybrids are however extremely uncommon, those seen being restricted to track and roadsides.

In the northern part of its range *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* associates with *f. hoipolloi* and *f. incanum*. It is less commonly found in association with *Leptospermum scoparium* s. str. From all these taxa it is separated by its widely spreading, decumbent, prostrate branches that often layer on contact with the soil. There are no other consistent differences evident (see comments above) though the flowers and capsules of *f. incanum* may be larger (see below).

The distinctive growth habit also serves to separate *L. hoipolloi* f. *procumbens* from *L. repo* a species with which it does not associate. Both taxa are also separated by their leaves, which in *L. repo* are narrower 0.3–2.0 mm c.f. 2.2–3.8 mm, linear, linear-lanceolate or filiform and ± glabrous (de Lange, Schmid, 2021), rather than broadly lanceolate to elliptic lanceolate, and distinctly silver-white to silvery-grey (due to dense hair covering), rather than glossy yellow-green, green to dark green.

Aside from its decumbent, prostrate growth habit *L. hoipolloi* f. *procumbens* is easily distinguished from *Leptospermum scoparium* s. str., by the more consistently hairy, longer, lanceolate leaves, and larger flowers. *Leptospermum scoparium* s. str. has smaller, broadly ovate, oval to orbicular and sharply acuminate leaves which are glabrous or nearly so when mature, and smaller flowers. The status of decumbent *Leptospermum* found on the coal measures of Westland, Te Wai Pounamu / South Island,

e.g., *W.R.B. Oliver s.n.*, Denniston Plateau, WELT-SP06718. does however need further investigation. These plants are not *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens*, they differ in their more open growth habit, smaller ovate to broadly but shortly lanceolate glabrescent leaves, smaller flowers and capsules.

Conservation Status. *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens*, as *Leptospermum* aff. *scoparium* (b) (AK247250; "coastal silver prostrate"), has been listed by de Lange et al. (2018) as "Threatened / Nationally Vulnerable" citing threat pathway E2 (Total area of occupancy ≤ 10 000 ha (100 km²), predicted decline 50–70%), qualified "DP [Data Poor]", "De [Designated]" using the New Zealand Threat Classification System (Townsend et al., 2008).

As discussed for *L. hoipolloi* f. *hoipolloi* above this step was taken because of the perceived threat of myrtle rust disease, caused by the rust fungus *Austropuccinia psidii*.

Irrespective of the potential impacts of *Austropuccinia*, *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* is a naturally uncommon, biologically sparse form taxon throughout most of its range. With the exception of the serpentinite outcrops of North Cape there are very few places where *f. procumbens* is locally common and, with few exceptions, few locations are secure from invasive weeds and land development for coastal resorts.

The threat assessment allocated for *L. hoipolloi* f. *procumbens* by de Lange et al. (2018) was based on an estimated area of occupancy, and the assumption that as an uncommon plant, should *Austropuccinia* impact on it, the decline rate would be extreme. However, as there was no data to support these assumptions, and as assessment was called on as a precautionary measure, the panel elected to qualify their decisions as 'De' [Designated]. As we still have no idea what the impact of *Austropuccinia psidii* on *Leptospermum* will be, we retain the current precautionary threat listing. The only suggested change to that threat assessment is the revision of the qualifier 'DP' to 'DPS' [Data Poor: Size] and 'DPT' [Data Poor: Trend] (Rolfe et al., 2019).

***Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* (Cockayne) de Lange & L.M.H. Schmid f. comb. et stat nov.**

= *Leptospermum scoparium* var. *incanum* Cockayne Trans. & Proc. New Zealand Inst. 49: 58 (1917)
Life Science Identifier (LSID): urn:Isid:ipni.org:names:77318841-1

Original material (according to the protologue): "North Auckland Botanical District—Common, especially in the northern part of the district, in many places forming thickets. L.C." (Cockayne, 1917).

Lectotype (here designated) (Fig. 9): WELT-SP029389!, *L. Cockayne*, 4 May 1905, labelled in pencil 'Awanui Estuary Heath [?], Leptospermum scoparium var fructo [?] rubro & foliis pilosis L. Cockayne' and annotated by Donald Petrie in Indian ink 'this seems to be the type of *L. scoparium* var. *incanum* Ckn'. **Isolectotypes:** WELT-SP029390! WELT-SP029430! AK5497!

Notes. In his protologue for *Leptospermum scoparium* var. *incanum*, Cockayne (1917 [1916]) described his new variety thus: '*Folia lanceolata vel lineari-lanceolata, circa 8mm longa, subtus praecipue juventute ± pilis sericeis albidis, obsita; flores magni petalis roseis leve tinctis. North Island: North Auckland Botanical District—Common, especially in the northern part of the district, in many places forming thickets. L.C.*' He did not specify a particular location, and his North Auckland Botanical District, defined in the same publication, comprised all that land north of '*...the Auckland Isthmus (excepting the Cape Colville Peninsula and the two Barrier Islands)*', a large area. However, his wording makes clear he meant the northern part of this district. WELT-SP029389 is the only collection we have seen in the 'Cockayne Herbarium' that corresponds to some of Cockayne's protologue, notably 'foliis pilosis', and is labelled in his hand '*Leptospermum scoparium* var.'. The comment by Petrie that the specimen 'seems to be the type of *L. scoparium* var. *incanum*' we also take as indicative that this is part of Cockayne's type collection for his new variety, and so we designate it here 'Lectotype'. Lectotype is chosen in preference to Holotype because Cockayne type specimens occur in a range of the world's herbaria (Thomson, 1983, 2021; P.J. de Lange unpublished data)

We have elected to treat Cockayne's variety at the rank of forma. As the time of preparing this paper for final submission we had elected to furnish this *Leptospermum* with a new epithet because of potential confusion with *Leptospermum incanum* Turcz., an Australian endemic (Turczaninow, 1852). Now that this species has been transferred to *Leptospermopsis* S. Moore as *L. incana* (Turcz.) Peter G. Wilson (Wilson, Heslewood, 2023), any potential confusion over the usage of "*incanum*" is no longer an

issue. The decision to treat this plant at the rank of forma accords with the observation that the characters that define Cockayne's variety (leaf investiture and petal colour), are either uncommon (leaf hairiness) or not unique (petal colour).

Growth habit (Fig. 10A–F) — erect silvery-grey or grey-green shrub up to 3 m tall. **Leaves** — (6.0–) 11.0–18.0(–30.0) × 4.2–4.8(–6.0) mm, initially silvery-grey or dark grey (due to dense hair covering), with age and hair loss, maturing red-green, green or dark green; lamina broadly lanceolate to elliptic lanceolate, usually weakly concave, acute, minutely or distinctly cuspidate, bases narrowly cuneate, attenuate, margins minutely denticulate; surfaces densely sericeous, hairs silvery-grey or grey, conspicuous in young emerging foliage, shedding as leaves expand and mature, with mature leaves usually sparsely to densely hairy in lower ½–⅓; oil glands obscured by hairs, more evident when dry. **Flowers** — when fully expanded (12–)24(–30) mm in diameter. **Hypanthium** — (4.0–)4.6(–6.0) × (1.5–)2.0(–4.4) mm. **Petals** — 5, spreading, (4.0–)5.3(–6.3) × (3.8–)5.2(–6.0) mm, usually white tinged pink or streaked with pink, sometimes completely pink, rarely dark red, orbicular, apex obtuse to rotund, margins finely crimped, oil glands not evident. **Fruits** — persistent, woody, (8–)12 × 15 mm (unopened), (9–)16 × 11(–18) mm (opened). Chromosome number: $2n = 22, n = 11_{II}$ (P.J. de Lange, unpublished count, UNITEC14025)

Representative Specimens (out of 215 seen). Aotearoa / New Zealand. Te Ika a Maui / North Island: Manawa Tāwhi / Three Kings Islands: Manawa Tāwhi (Great Island), Tasman Stream, P.J. de Lange 1097, 15 Oct 1991, CHR475013; Te Pahi, North Cape, North Cape Scientific Reserve, North Cape Road, Plateau area near Quarry, P.J. de Lange 9423, 17 Nov 2010, AK319499; Te Pahi, Waikukū Flats, North Cape Road, P.J. de Lange 13189 & K.A. Raharaha, 21 Sep 2016, AK362914; Te Pahi, Te Hāpua Road, R. Cooper s.n., 25 Sep 1969, AK121114; Te Aupōuri, Te Kāo, Te Ahu Road, near Te Kau Stream, P.J. de Lange 5767, Nov 2003, AK284540; Te Aupōuri, Ōtaipango, Raharaha Property, P.J. de Lange 13191 & K.A. Raharaha, 22 Sep 2016, AK362916; Te Oneroa-o-Tōhe (90 Mile Beach), H.H. Allan s.n., n.d., CHR21423, 21424; Te Aupōuri, Kaimaumu, Ranganu Harbour, R. Cooper s.n., 7 Nov 1966, AK117759; Ranganu Harbour, Walker Island, P.J.



Fig. 10. *Leptospermum hoipolloi* de Lange & L.M.H. Schmid f. *incanum*. A: Growth habit at Karikari Peninsula, Te Ika a Maui / North Island; B: Foliage, Karikari Peninsula, Te Ika a Maui / North Island; C: Flowering branches with pink-flowers (the popular concept of f. *incanum* as *Leptospermum scoparium* var. *incanum*), cultivar 'Sheryl Lee' a selection of f. *incanum* bought into cultivation by the late Graeme Platt from a wild plant collected from near Lake Ohia, Karikari Peninsula, Te Ika a Maui / North Island; D: Flowering branchlets (darker pink-tinged in this case), Raharaha Open Space Covenant, Ōtaipango, Ōtaipango (Henderson Bay), Te Aupōuri, Te Ika a Maui / North Island; E: Flowering branchlet with white-pink-tinged flowers, Ōtaipango (Henderson Bay), Te Aupōuri, Te Ika a Maui / North Island; F: Unopened, mature fruiting capsules, Ōtaipango (Henderson Bay), Te Aupōuri, Te Ika a Maui / North Island (images: A, B — M. Hutchison, C–F — P.J. de Lange)

de Lange 1858, 17 Nov 1992, AK211061; Karikari Peninsula, Karikari Beach, *P.J. de Lange* 1736 & *G.M. Crowcroft*, 14 Oct 1992, AK212357; Karikari

Peninsula, Lake Rotokawau, *P.J. de Lange* 573, 16 Nov 1990, AK200880; Karikari Peninsula, Lake Ohia, *R. Cooper*, Sep 1962, AK93447 (AK36093

AK226297); Awanui, Paparore Road, R. Cooper, 7 Nov 1966, AK117755; Tauroa, H. Carse s.n. & H.B. Matthews, 18 Dec 1918, CHR296312; Hokianga Harbour, 1 mile west of Kohukohu, R. Melville s.n., & L.B. Moore, 10 Nov 1961, CHR130627; Waipoua Forest 2 miles west — south west of [park] headquarters, G. Rawlings, A. Esler 3799, D. Smith & S.A. Astridge, 12 Apr 1972, CHR229015.

Distribution. Endemic to the northern most portion of Te Ika a Maui / North Island of Aotearoa / New Zealand, *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* co-habits with f. *hoipolloi* ranging from Manawa Tāwhi (Three Kings islands), and Te Paki south to Waipoua Forest and Whangaroa Harbour, with occurrences south of Ahipara / Mangōnui increasingly confined to coastal sites, extremely localised and sporadic. It is seemingly absent inland of those southerly locations where it is replaced by f. *hoipolloi*. Some herbarium records south of these locations probably represent garden plants or naturalisations from these e.g., CHR 296270, H. Carse s.n., from Maungatāpere, near Whangārei almost certainly came from the collectors garden.

Etymology. The epithet "*incanum*" (Latin for 'grey, hoary'; see Stearn (1992) was not explained by Cockayne (1917). However, based on his wording in his protologue it seems to have been influenced by the distinctive hairy leaves (leaves hairy with silky whitish hairs') of his new variety.

Habitats and co-associated flora species. *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* though widespread within its range it is only locally common to occasionally abundant in a few places within the sand country, gumland and peat bogs and coastal headlands of Te Paki and Te Aupōuri. In these habitats it co-habits with *L. hoipolloi* f. *hoipolloi*, and on coastal headlands f. *procumbens*. Other than *Leptospermum* common associates within this range, especially in gumland, include *Dracophyllum lessonianum* A. Rich., *Epacris pauciflora* A. Rich., *Kunzea linearis*. Within dune field the main associates are *Apodasmia similis* (Edgar) B.G. Briggs & L.A.S. Johnson, *Machaerina juncea* (R. Br.) T. Koyama and *Kunzea linearis*.

South, east and west of Te Aupōuri much of the habitat of *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* has been cleared for agriculture; however, on the extensive gumlands of the Ahipara Plateau it achieves local dominance, and there it often associates with *Kunzea amathicola*, *K. linearis* and *K. robusta*. Further south f. *incanum* is less common,

in part because of land clearance but also because increasingly it is replaced by f. *hoipolloi*.

Phenology. Although *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* may be found flowering throughout the year, flowering usually peaks in late winter to spring (August–October) after which flowering is uncommon.

Affinities. As noted, above *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* is best distinguished from all other Aotearoa / New Zealand *Leptospermum* taxa by the shrub to small-tree habit and distinctive silvery-grey to dull grey indumentum covering the emergent and maturing leaf surfaces (these features are well captured in a painting by Eagle (2006; p. 233) and in colour images in de Lange and Schmid (2021: Fig. 6)). When well-developed the indumentum imparts a distinctive silvery or greyish cast to specimens. Traditionally, f. *incanum* (as *L. scoparium* var. *incanum*) has been separated by botanists from *L. scoparium* var. *scoparium* by the pink-tinged flowers, and while pink or pink-tinged flowers are common in this taxon, this is not exclusively so. The same colour, with the current exception of *L. repo* (de Lange, Schmid, 2021) is present to varying degrees in the other Aotearoa / New Zealand *Leptospermum* though it is true that pink and pink-tinged flowers are more common in the northern part of Te Ika a Maui / North Island. Aside from leaf indumentum, f. *incanum* also appears to have the largest flower and capsule sizes of the genus in Aotearoa / New Zealand, with flowers up to 30 mm and capsules 18 mm diameter.

Along the coastal promontories of Te Paki, Te Aupōuri, Reef Point / Ahipara and Karikari Peninsula Northland *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* commonly associates with f. *procumbens*. In the field the distinctive decumbent, prostrate long-trailing growth habit of f. *procumbens* readily distinguishes it from the erect, shrub or small tree habit of f. *incanum*. In the herbarium, in the absence of critical collector notes on growth habits both taxa are similar, vegetatively there is no consistent difference though flowers and capsules of f. *incanum* are, as a rule, larger (which is more evident in fresh rather than dried specimens).

Leptospermum hoipolloi f. *incanum* historically associated with *L. repo* in the formerly extensive, and now completely drained peat bogs bordering Lake Tangonge, Kaitaia. Though sympatry is now probably historic, in the herbarium f. *incanum*

is distinguished from *L. repo* by the more heavily branched growth habit and wider (4.2–6.3 mm c.f. 0.3–2.0 mm wide) lanceolate, elliptic-lanceolate, sharply acute, often distinctly cuspidate copiously hairy leaves. These, due to their width, often obscure the branchlets internodes, such that the branchlets appear to be "leafier" than they are. This contrasts with finer, more divergent leaves of *L. repo*, whose positioning exposes the branchlet internodes, imparting the impression that this species has fewer leaves than it does (de Lange, Schmid, 2021). The flowers of *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* are larger than those of *L. repo* (up to 30 mm diameter, as compared to 15 mm in *L. repo*), and usually pink-tinged, pink-streaked, or pink, sometimes red (rarely completely white). Another difference is that the stamen filaments of f. *incanum* are usually pink-tinged, or completely pink (very rarely white), whilst the style is usually red, rather than uniformly green in *L. repo*. Finally, the capsules of *L. repo* are up to 6 mm diameter, and 18 mm in f. *incanum*.

Leptospermum hoipolloi f. *incanum* rarely associates with *L. scoparium* s. str. in the wild. However, herbarium material of f. *incanum* can be distinguished readily from *L. scoparium* s. str. by the copiously, persistently hairy, longer, broader lanceolate leaves, larger flowers, and capsules.

Conservation Status. *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum*, as *L. scoparium* var. *incanum*, has been listed by de Lange et al. (2018) as "Threatened / Nationally Vulnerable" citing threat pathway E2 (Total area of occupancy \leq 10 000 ha (100 km²), predicted decline of 50–70%), qualified "DP [Data Poor]", "De [Designated]" using the New Zealand Threat Classification System (Townsend et al., 2008).

As discussed for the other *Leptospermum* treated here this step was taken as a precautionary measure because of the perceived threat of myrtle rust disease, caused by the rust fungus *Austropuccinia psidii*. As of 2021, *Austropuccinia psidii*, though known to infect *Leptospermum scoparium* s. l. (Grant et al., 2020) has yet to be reported from wild populations of f. *incanum* (*L. scoparium* var. *incanum*). This situation will undoubtedly change though when that rust increases its dominance in Aotearoa / New Zealand.

Although *Austropuccinia* has yet to be confirmed as a threat to f. *incanum*, that taxon has declined over most of its range through

past and ongoing land clearance. Whilst the honey industry's demand for *Leptospermum scoparium* s. l. has temporarily halted land clearance of this species complex, development of wetlands and dune field at Te Aupōuri for avocado (*Persea americana* Mill.) (Piper, 2019) has destroyed swathes of f. *incanum* through the destruction of the shrublands and wetlands north of Waiharara, across Motutangi north to at least the southern outskirts of Houhora. Habitat loss is also ongoing through invasion of the gumland and dune field habitats of f. *incanum* by a fire-adapted, invasive Australian / South African flora of *Acacia* Mill. spp., especially *A. longifolia* subsp. *longifolia*, *Banksia integrifolia* L. f., *Callistachys lanceolata* Vent., *Osteospermum moniliferum* L. subsp. *moniliferum*, *Hakea gibbosa* Cav., *H. decurrens* subsp. *physocarpa* W.R. Barker, and *Watsonia* Mill. spp. The spread of the Pampas grasses, *Cortaderia jubata* (Lemoine) Stapf. and *C. selloana* (Schult. & Schult. f.) Asch. & Graebn., into dune slacks and the margins of peat bogs is also a serious threat to *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum*. Populations of f. *incanum* are also marginalised by the extensive pine (*Pinus radiata* D. Don) plantations along the western portion of Te Aupōuri. While plantation forestry creates the disturbance, *Leptospermum* needs to flourish, the subsequent invasion by Pampas grass reduces regeneration success, and overall f. *incanum* is now declining from those areas.

Further north, f. *incanum* though common in Te Pahi, is in gradual decline as the shrubland it grows in succeeds to taller forest. Te Pahi also is subjected to the same weed threats as adjacent Te Aupōuri.

While the historic loss of f. *incanum* habitat is unknown, some estimates are possible for Te Aupōuri, whose sandy soils and active dune fields have only sparingly been colonised by forest (Conning, Holland, 2003), and so provide ideal habitat for *Leptospermum hoipolloi* f. *hoipolloi* and f. *incanum*. Te Aupōuri, excluding harbours, occupies an area of 101254 ha of which 9113 (9%) of the original indigenous ecosystems remain (Conning, Holland, 2003). Notably this loss of habitat has occurred over the last 120 or so years, and is continuing due to changing land use, such as the expansion of avocado orchards in southern Te Aupōuri. Conning and Holland (2003) noted that 10.7% of the indigenous ecosystems of Te Aupōuri remaining are formally protected. As observed above, these ecosystems are still in decline through weed

invasion, and some, as a consequence of increased water abstraction for avocado orchards (Piper, 2019).

Te Aupōuri and Te Paki are the stronghold of *f. incanum*, south of there, the taxon is mostly present as small, remnant stands. Therefore, the historic and ongoing loss of the habitats *f. incanum* favours are, even without the presumed threat of *Austropuccinia*, sufficient cause to propose a new threat listing for the species. From our data we conservatively estimate that *f. incanum* has been lost for c. 90% of its range, acknowledging that the loss is probably more, as not all of the remaining indigenous ecosystems are suitable for this *Leptospermum*. However, we have no reliable data on population size; in places where the *f. incanum* is present, plants may number from the low 100's to the high 1000's or even more. In the absence of population size but with the impression that tens of thousands of plants remain in the wild we have taken the higher estimate for a population size of >100,000 individuals (see Townsend et al., 2008). Unfortunately, the current New Zealand Threat Classification System does not consider historical loss. In this regard, changes to the qualifiers used by (Townsend et al., 2008) were made, including the relegation of 'Relict' from the 'At Risk' category to that of a qualifier (Rolfe et al., 2019) with a new definition that recognise past loss and ongoing loss more effectively, allowing for its proposed use here.

We therefore propose a new threat status on the assumption that the total population is >100,000 individuals, and that the rate of ongoing decline in *f. incanum* through habitat loss from land clearance, weed invasion and subsequent deterioration of indigenous vegetation, is probably in the vicinity of 10% over the next three generations (Townsend et al., 2008). This would result in a proposed conservation status of 'At Risk / Declining' pathway C, Status 1, Trend 1 (Townsend et al., 2008). To this proposed listing we suggest the following qualifiers (*sensu* Rolfe et al., (2019)), 'DPS' [Data Poor: Size] because an accurate population size is unknown, 'DPT' [Data Poor: Trend], population trend is uncertain, and finally 'Rel' [Relict] because the species has been lost from at least 90% of its range, and whose remaining population is still in decline. This status remains to be ratified by the Aotearoa / New Zealand indigenous vascular plant threat assessment panel.

Key to the *Leptospermum* of Aotearoa / New Zealand

1. Trees (up to 12 m tall), shrubs or decumbent plants with glabrescent, ovate, shortly oblong (up to 6 mm long) or orbicular, sharply acute, or acuminate leaves *Leptospermum scoparium*

– Trees (up to 10 m tall), shrubs or decumbent plants with glabrescent or hairy, linear, linear-lanceolate, filiform, lanceolate, elliptic-lanceolate sometimes shortly acute or acuminate leaves (5–22 mm long)

2. Trees (up to 6 m tall) or shrubs confined to peat bogs; leaves glossy, yellow-green, green to dark green, linear, linear-lanceolate, filiform, up to 15 mm long and 2 mm wide, glabrescent; flowers white up to 15 mm diameter *Leptospermum repo*

– Trees (up to 10 m tall), shrubs or decumbent with trailing, prostrate stems, occupying successional habitats and wetlands; leaves dull to semi-glossy, red-green, green to dark green (sometimes glaucescent), lanceolate, elliptic-lanceolate, up to 30 mm long and 4 mm wide, hairy or glabrescent, flowers white, white streaked or tinged pink, pink or red up to 30 mm diameter (when fresh)

3. Trees (up to 10 m tall) or shrubs, leaves dull to semi-glossy, usually green to dark green (sometimes glaucescent), 5.0–22.0 × 2.2–3.1 mm; lamina lanceolate, elliptic lanceolate; surfaces on young growth hairy near base and along midrib, and leaf margin, maturing ± glabrescent with hairs ± persisting on basal portion of leaf and along portions of leaf margin; flowers up to 24 mm diameter (when fresh)..... *Leptospermum hoipolloi f. hoipolloi*

– Shrubs (up to 3 m tall) or decumbent with prostrate, trailing branches (often layering on contact with soil); leaves silver-white, silvery-grey, or grey, maturing red-green, green or dark green, 5.6–30.0 × 2.2–6.0 mm lamina broadly lanceolate to elliptic lanceolate, emergent and maturing leaf surfaces densely sericeous; flowers up to 30 diameter (when fresh)

4. Shrubs (up to 1 m tall), branches decumbent, prostrate, widely spreading (often laying on contact with soil), forming circular patches; leaves silver-white to silvery-grey, 5.6–24.0 × 2.2–3.8 mm; flowers up to 24 mm diameter (when fresh), usually white, sometimes pink-tinged or pink *Leptospermum hoipolloi f. procumbens*

– Shrubs (up to 3 m tall), branches erect; emergent and maturing leaves silvery-grey or dark grey, 6.0–30.0 × 4.2–6.0 mm; flowers up to 30 mm diameter (when fresh), usually white tinged or streaked pink or pink or occasionally red
*Leptospermum hoipolloi* f. *incanum*

Acknowledgements

This paper is dedicated to the late Leany (Lena) de Lange née Elscot (4 July 1936 –11 June 2023) dearly beloved mother of Peter de Lange. Leany helped nurture Peter's love of nature with understanding, mentorship and encouragement, without which he would have ended up a very different person.

The authors would like to thank the Department of Conservation, notably Shannel Courtney, Ingrid Gr nner, and, until his retirement in late 2020, Jeremy Rolfe, for supporting the concept of a revision of the Aotearoa / New Zealand *Leptospermum scoparium* complex, lobbying for funding for that revision and helping steer it through two years of COVID-19 induced upheavals. We thank Gillian Crowcroft, Theodore and Finn de Lange, Gary Roper, the late Kamera Atawhai Raharaha, Cameron Kilgour, Lilith Fisher, Graeme Atkins, Dan Blanchon, and Colin Ogle for assistance in the field or providing specimens. We thank Ines Sch nberger, Bridget Hatton, Yumiko Baba, Ewen Cameron and Dhahara Ranatunga for access to, and assistance with specimens held in AK, CHR and WELT. Matt Renner and Peter Wilson offered constructive

comments on an earlier draft of this manuscript. Peter de Lange acknowledges the considerable help and support of Otilia Cenan in organising the vehicles and travel accommodation necessary for field work throughout Te Ika a Maui / North Island and the north west of Te Wai Pounamu / South Island of Aotearoa / New Zealand. We thank Maui Solomon, Susan Thorpe and Lois Croon of R kohu, and Erin Patterson and Tom Hitchon of the Te One Office, Department of Conservation, Chatham Islands for their interest in, support of and assistance with collecting *Leptospermum* on R kohu.

This paper not only continues a revision but was written in support of the staff at the M.G. Kholodny Institute of Botany, at the National Academy of Sciences of Ukraine in Kyiv. In particular we thank Vera Hayova and Sergei Mosyakin, who despite the ongoing conflict with an invading force from Russia have maintained a thoroughly professional and positive view toward their research and the publication of the *Ukrainian Botanical Journal*. Kia kaha Ukraine! Arohanui.

Ethics Declaration

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

L.M.H. Schmid:  <https://orcid.org/0000-0002-3088-8069>

P.J. de Lange:  <https://orcid.org/0000-0001-6699-7083>

A.J. Marshall:  <https://orcid.org/0000-0002-8603-9461>

REFERENCES

- Allan H.H. 1961. *Flora of New Zealand*. Vol. 1. Wellington: P.D. Hasselberg, Government Printer, liv + 1083 pp.
- Beresford R.M., Turner R., Tait A., Paul V., Macara G., Yu Z.D., Martin R. 2018. Predicting the climatic risk of myrtle rust during its first year in New Zealand. *Rust Pathogens*, 71: 332–347. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2018.71.176>
- Bond W.J., Dickinson K.J., Mark A.F. 2004. What limits the spread of fire-dependent vegetation? Evidence from geographic variation of serotiny in a New Zealand shrub. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 115–127. <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00070.x>
- Burrell J. 1965. Ecology of *Leptospermum* in Otago. *New Zealand Journal of Botany*, 3: 3–16. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1965.10428708>
- Buys M.H., Winkworth R.C., de Lange P.J., Wilson P.G., Mitchell N., Lemmon A.R., Moriarty-Lemmon E., Holland S., Cherry J.R., Kl p st  J. 2019. The phylogenomics of diversification on an island: applying anchored hybrid enrichment to New Zealand *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 191(1): 18–29. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz026>
- Cockayne L. 1917 [1916]. Art. V.—Notes on New Zealand Floristic Botany, including Descriptions of New Species, etc. (No. 2). *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute*, 49: 56–65.
- Conning L., Holland W. 2003. *Natural areas of Aup uri Ecological District Reconnaissance Survey Report for the Protected Natural Areas Programme*. New Zealand Protected Natural Areas Programme. Whangarei: Department of Conservation, 372 pp. Available at: <https://www.doc.govt.nz/globalassets/documents/conservation/land-and-freshwater/land-aupouri-ecological-district/aupouri-ecological-district-full-report-excl-level-1-2-sites.pdf>

- Connor H.E. 1991. *Chionochloa* Zotov (Gramineae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 29(2): 219–283. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1991.10416605>
- Davis P.H., Heywood V.H. 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Edinburgh; London: Oliver & Boyd, 556 pp.
- de Lange P.J. 1997. *Hebe brevifolia* (Scrophulariaceae) — an ultramafic endemic of the Surville Cliffs, North Cape, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 35(1): 1–8. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1997.10410668>
- de Lange P.J. 1998. *Pittosporum ellipticum* subsp. *serpentinum* (Pittosporaceae) — a new ultramafic endemic from the Surville Cliffs, North Cape, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 36(3): 389–397. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1998.9512577>
- de Lange P.J. 2012. Taxonomic notes on the New Zealand flora: new names in *Piper* (Piperaceae). *New Zealand Journal of Botany*, 50(4): 485–487. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2012.708904>
- de Lange P.J., Cameron E.K. 1999. The vascular flora of Aorangi Island, Poor Knights Islands, northern New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 37(3): 433–468. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1999.9512646>
- de Lange P.J., Heenan P.B. 2001. A new *Coprosma* (Rubiaceae) from the Surville Cliffs, North Cape, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 39(2): 217–223. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2001.9512732>
- de Lange P.J., Murray B.G. 2004. Chromosome numbers in *Kunzea* (Myrtaceae). *Australian Journal of Botany*, 52: 609–617. <https://doi.org/10.1071/BT04060>
- de Lange P.J., Heenan P.B., Dawson M.I. 2003. A new species of *Leucopogon* (Ericaceae) from the Surville Cliffs, North Cape, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 41(1): 13–21. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2003.9512829>
- de Lange P.J., Rolfe J.R., Barkla J.W., Courtney S.P., Champion P.D., Perrie L.R., Beadel S.M., Ford K.A., Breitwieser I., Schönberger I., Hindmarsh-Walls R., Heenan P.B., Ladley K. 2018. Conservation status of New Zealand indigenous vascular plants, 2017. *New Zealand Threat Classification Series*, 22, 82 pp. <https://www.doc.govt.nz/documents/science-and-technical/nztcs22entire.pdf>
- de Lange P.J., Schmid L.M.H. 2021. *Leptospermum repo* (Myrtaceae), a new species from northern Aotearoa / New Zealand peat bog habitats, segregated from *Leptospermum scoparium* s. l. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(4): 247–265. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.04.247>
- Deverson T., Kennedy G. 2005. *The New Zealand Oxford Dictionary*. Melbourne: Oxford University Press, 1355 pp.
- Douglas M.H., van Klink J.W., Smallfield B.M., Perry N.B., Anderson R.E., Johnstone P., Weavers R.T. 2004. Essential oils from New Zealand mānuka: triketone and other chemotypes of *Leptospermum scoparium*. *Phytochemistry*, 65: 1255–1264. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.03.019>
- Duretto M.F. 1999. *Boronia* sect. *Valvatae* (Benth.) Engl. (Rutaceae) in Queensland Australia. *Austrobaileya*, 5(2): 288–291.
- Eagle A. 2006. *Eagle's trees and shrubs of New Zealand*. Revised ed. Wellington: Te Papa Press, 1114 pp.
- Galbraith M.P., Large M.F. 2017. Implications for selected indigenous fauna of Tiritiri Matangi of the establishment of *Austropuccinia psidii* (G. Winter) Beenken (myrtle rust) in northern New Zealand. *Perspectives in Biosecurity*, 2: 6–26. Available at: <https://www.unitec.ac.nz/epress/wp-content/uploads/2017/12/Implications-for-Selected-Indigenous-Fauna-of-Tiritiri-Matangi.pdf>
- Gardner R.O. 1997. *Macropiper* (Piperaceae) in the south-west Pacific. *New Zealand Journal of Botany*, 35(3): 293–307. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1997.10410155>
- Garnock-Jones P.J., Molloy B.P.J. 1982. Polymorphism and the taxonomic status of the *Hebe amplexicaulis* complex (Scrophulariaceae). *New Zealand Journal of Botany*, 20(3): 391–399. Available at: <https://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/0028825X.1982.10428509>
- Grant R., Smith G.R., Ganley B.J., Chagné, D., Nadarajan J., Pathirana, R.N., Ryan J., Arnst E.A., Sutherland R., Soewarto J., Houliston G., Marsn A.T., Koot E., Carnegie A.J., Menzies T., Lee D.J., Shuey L.S., Pegg G.S. 2020. Resistance of New Zealand Provenance *Leptospermum scoparium*, *Kunzea robusta*, *Kunzea linearis*, and *Metrosideros excelsa* to *Austropuccinia psidii*. *Plant Disease*, 104 (6): 1771–1780. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-19-2302-RE>
- Hamilton C.W., Reichard S.H. 1992. Current practice in the use of subspecies, variety, and forma in the classification of wild plants. *Taxon*, 41: 485–498. <https://doi.org/10.2307/1222819>
- Heenan P.B. 1998. *Mazus novaezeelandiae* (Scrophulariaceae): taxonomy, distribution, habitats, and conservation. *New Zealand Journal of Botany*, 36: 407–416. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1998.9512579>
- Koot E., Arnst E., Taane M., Goldsmith K., Dormont E., Hancox T., Delaporte K., Thrimawithana A., Reihana K., González-Martínez S.C., Goldsmith V., Houliston G., Chagné D. 2022. Genome-wide patterns of genetic diversity, population structure and demographic history in mānuka (*Leptospermum scoparium*) grown on indigenous Māori land. *Horticultural Research*, 9: 1–17. <https://doi.org/10.1093/hr/uhab012>
- McDonald C.M., Keeling S.E., Brewer M.J., Hathaway S.C. 2018. Using chemical and DNA marker analysis to authenticate a high-value food, mānuka honey. *Science of Food*, 2: Art. 9. <https://doi.org/10.1038/s41538-018-0016-6>
- Metcalf L.J. 1972. *The cultivation of New Zealand trees and shrubs*. Wellington: A.H. & A.W. Reed Ltd., 292 pp.
- Metcalf L.J. 1993. *The cultivation of New Zealand plants*. Auckland: Godwit Press Ltd., 260 pp.
- Molan P. 1995. The antibacterial properties of honey. *Chemistry in New Zealand*, 59(4): 10–14.
- Molan P.C., Russell K.M. 1988. Non-peroxide antibacterial activity in some New Zealand honeys. *Journal of Apicultural Research*, 27: 62–67.

- Piper D. 2019. *Rising demand for avocados could threaten water levels in Aupōuri, Northland*. Available at: <https://www.stuff.co.nz/environment/118023110/demand-for-avocados-could-threaten-water-levels-in-aupuri-northland> (Accessed 26 August 2021).
- Porter N.G., Wilkins A.L. 1998. Chemical, physical, and antimicrobial properties of essential oils of *Leptospermum scoparium* and *Kunzea ericoides*. *Phytochemistry*, 50: 407–515. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(98\)00548-2](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(98)00548-2)
- Porter N.G., Smale P.E., Nelson M.A., Hay A.J., Van Klink J.W., Dean C.M. 1998. Variability in essential oil and plant morphology within a *Leptospermum scoparium* population. *New Zealand Journal of Botany*, 36: 125–133. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1998.9512551>
- Rolfe J.R., Makan T., Tait A. 2019. *Supplement to the New Zealand Threat Classification System manual - new qualifiers and amendments to qualifier definitions*. Available at: <https://nztc.org.nz> (Accessed 18 August 2021).
- Schönberger I., Wilton A.D., Boardman K.F., Breitwieser I., de Lange P.J., de Pauw B., Ford K.A., Gibb E.S., Glenny D.S., Greer P.A., Heenan P.B., Maule H.G., Novis P.M., Prebble J.M., Smissen R.D., Tawiri K. 2022. *Checklist of the New Zealand Flora – Seed Plants*. Lincoln, Manaaki Whenua-Landcare Research, 419 pp.
- Schmid L., Large M., Galbraith M., de Lange P. 2021. Short Communication: Observation of western honeybee (*Apis mellifera*) foraging urediniospores from myrtle-rust infected maire tawake (*Syzygium maire*), Ōwairaka/Mt Albert, Tāmaki Makaurau/Auckland, New Zealand, *Perspectives in Biosecurity*, 6: 1–7. Available at: https://www.unitec.ac.nz/epress/wp-content/uploads/2021/07/Perspectives-in-Biosecurity-6_Observation-of-western-honeybee-Apis-mellifera.pdf
- Stace C.A. 1991. *Plant taxonomy and biosystematics*, 2nd edition. Cambridge: Cambridge University Press, 272 pp.
- Stearn W.T. 1992. *Botanical Latin* (4th ed.). England: Melksham, Redwood Press Ltd, 546 pp.
- Stuessy T.F. 1990. *Plant taxonomy*. New York: Columbia University Press, 568 pp.
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden. Available at: <https://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 11 June 2021)
- Thomson A.D. 1983. *The life and correspondence of Leonard Cockayne*. Christchurch: DSIR Botany Division, 210 pp.
- Thomson A.D. 2021. 'Cockayne, Leonard', *Dictionary of New Zealand Biography*, first published in 1996. Te Ara – the Encyclopedia of New Zealand. Available at: <https://teara.govt.nz/en/biographies/3c25/cockayne-leonard> (Accessed 25 August 2021)
- Townsend A.J., de Lange P.J., Duffy C.A.J., Miskelly C.M., Molloy J., Norton D.A. 2008. *New Zealand Threat Classification System Manual*. Wellington: Department of Conservation, 35 pp. Available at: <https://www.doc.govt.nz/Documents/science-and-technical/sap244.pdf>
- Turczaninow N.S. 1852 (15 June 1852). *Myrtaceae xerocarpicae*, in Nova Hollandia a cl. Drummond [sic; Drummond] lectae et plerumque in collectione ejus quinta distributae, determinatae et descriptae. *Bulletin de la Classe Physico-Mathématique de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg*, 10(21/22): 335–346.
- Wilson P.G., Heslewood M.M. 2023. Revised taxonomy of the tribe *Leptospermeae* (*Myrtaceae*) based on morphological and DNA data. *Taxon*, 72(3): 550–571. <https://doi.org/10.1002/tax.12892>

***Leptospermum hoipolloi* (Myrtaceae), новий вид з Аотеароа / Нової Зеландії, виділений з групи *Leptospermum scoparium* s. l.**

Л.М.Г. ШМІД¹, П.Дж. де ЛАНГЕ¹, А.Дж. МАРШАЛЛ¹

¹ Технічний університет УніТек, Окленд, Нова Зеландія

Реферат. *Leptospermum hoipolloi* de Lange & L.M.H. Schmid sp. nov. (*Myrtaceae*) виділено з видового комплексу *L. scoparium* J.R. Forst. & G. Forst. (sensu lato). Новий вид є ендемічним для Північного острова і північної частини Південного острова Аотеароа / Нової Зеландії. Новоописаний вид морфологічно відрізняється від *L. scoparium* s. str. виразно шовковистими, вужчими і довшими (до 30 × 6 мм) ланцетними або овально-ланцетними листками, крупнішими (до 30 мм у діам.) квітками (білими, з рожевим відтінком, смугасто-рожевими або червоними) і коробочками до 15,1 × 14,1 мм (невідкритими) та 16,6 × 18,0 мм (відкритими). Визнано три форми: f. *hoipolloi* для рослин із коротшими, вужчими гелими листками, переважно білими (зрідка з рожевим відтінком або червоними) квітками і дрібнішими коробочками; f. *procumbens* L.M.H. Schmid & de Lange f. nov. для рослин з розпростертими або висхідними пагонами, сріблясто-білими або сріблясто-сірими опушеними листками, крупнішими білими або рожевуватими чи рожевими квітками та крупнішими коробочками; і f. *incanum* (Cockayne) de Lange & L.M.H. Schmid f. comb. & stat. nov. для рослин, які раніше визнавали як *L. scoparium* var. *incanum* Cockayne, що мають вигляд прямостоячих кущів із довшими, часто ширшими, листками, в яких молоді листки вкриті сріблясто-сірими або сірими волосками, а також із крупнішими білими, з рожевим відтінком, смугастими, рожевими або червоними квітками і крупнішими коробочками. Запропоновано оцінку природоохоронного статусу згідно з класифікацією загроз, прийнятою у Новій Зеландії, та наведено ключ для визначення видів роду *Leptospermum* Аотеароа / Нової Зеландії.

Ключові слова: *Leptospermum*, *Leptospermum scoparium*, *Leptospermum hoipolloi* sp. nov., *Leptospermum hoipolloi* f. *procumbens* f. nov., *Leptospermum hoipolloi* f. *incanum* f. comb. & stat. nov., *Myrtaceae*, Аотеароа / Нова Зеландія, нова форма, новий вид, таксономія



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.199>

RESEARCH ARTICLE

Критичний перегляд видового складу борошністороссяних грибів (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) України: *Erysiphe* sect. *Microsphaera*

Василь П. ГЕЛЮТА 

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

Адреса для листування: vheluta@botany.kiev.ua

Реферат. Стаття продовжує серію праць, присвячених критичному перегляду видового складу борошністороссяних грибів (*Erysiphaceae*, *Helotiales*, *Ascomycota*) України та їхнього поширення на теренах держави. У ній йдеться про види секції *Microsphaera* роду *Erysiphe*, яка включає представників даного роду, що мають плодові тіла з диференційованими від міцелію придатками, які закінчуються дихотомічно розгалуженими верхівковими частинами. У статті наведено 36 видів секції, зареєстрованих в Україні, дається їхнє поширення і розподіл за регіонами України, а також ключ для визначення. Найпоширенішими, які часто трапляються в багатьох регіонах, є *E. alphitoides*, *E. astragali*, *E. berberidis*, *E. divaricata*, *E. ehrenbergii*, *E. euonymi*, *E. ornata* var. *europaea*, *E. palczewskii*, *E. syringae-japonicae* та *E. trifoliorum*. До рідкісних, що реєструвалися нечасто і лише в окремих регіонах, належать *E. baeumleri*, *E. elevata*, *E. euonymicola*, *E. friesii*, *E. grossulariae*, *E. hyperici*, *E. hypophylla*, *E. ornata* var. *ornata*, *E. penicillata*, *E. pseudoacaciae*, *E. robiniae*, *E. syringae*, *E. tortilis*, *E. vanbruntiana* та *E. viburni*. З небагатьох місцезростань відомі *E. azaleae*, *E. begoniicola*, *E. corylacearum*, *E. deutziae*, *E. gorlenkoi*, *E. guarinonii*, *E. magnifica*, *E. magnusii*, *E. platani*, *E. rayssiae*, *E. russellii* та *E. symphoricarpi*. Низка видів є заносними, більшість з них зареєстровані в Україні відносно недавно — протягом останнього століття. Деякі з них за останні десятиліття стали звичайними видами в Україні. Це *E. palczewskii*, *E. syringae-japonicae* й *E. vanbruntiana*. *Erysiphe azaleae*, *E. elevata* та *E. platani* можуть масово розвиватися в окремих регіонах чи місцевостях. Очевидно, широкого розповсюдження в Карпатах набуває нещодавно зареєстрований *E. corylacearum*, у Києві починають масово траплятися *E. ravenelii* та *E. symphoricarpi*. Такі види, як *E. begoniicola*, *E. deutziae*, *E. euonymicola*, *E. guarinonii*, *E. magnifica* та *E. russellii* відомі з небагатьох локалітетів, однак *E. magnifica* масово уражує магнолії в Києві. В той же час зник північноамериканський вид *E. syringae* після поширення на бузку східноазійського *E. syringae-japonicae*. Також більше не трапляється на жовтій акації аборигенний вид *E. robiniae*, цілком витіснений східноазійським *E. palczewskii*.

Ключові слова: біорізноманітність, мікобіота, поширення, *Helotiales*, *Leotiomycetes*

Ця стаття продовжує серію праць, присвячених критичному перегляду видового складу борошністороссяних грибів (*Erysiphaceae*, *Helotiales*, *Ascomycota*) України та їхнього поширення на теренах держави. У попередніх статтях йшлося про представників невеликих родів

Arthrocladiella Vasilkov і *Blumeria* Golovin ex Spegler (Heluta, 2022), а також було розпочато розгляд видів найбільшого роду борошністороссяних грибів *Erysiphe* R. Hedw. ex DC., зокрема його секції *Erysiphe* (Heluta, 2023). Нашу статтю ми присвячуємо видам іншої секції даного

ARTICLE HISTORY: Submitted 10 March 2023. Revised 13 June 2023. Published 03 July 2023

CITATION: Heluta V.P. 2023. A critical revision of the powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) of Ukraine: *Erysiphe* sect. *Microsphaera*. *Ukrainian Botanical Journal*, 80(3): 199–250. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.199>

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

роду — *Microsphaera* (Lév.) U. Braun & Shishkoff. Вона включає представників *Erysiphe*, що мають плодове тіла з диференційованими від міцелію придатками, які закінчуються дихотомічно розгалуженими верхівковими частинами, на відміну від секцій *Erysiphe* (придатки міцелієподібні) та *Uncinula* (Lév.) de Bary (придатки також диференційовані від міцелію, однак їхні апікальні частини прості, гачкоподібно загнуті або ж закручені).

З опрацьованої нами секції *Microsphaera* роду *Erysiphe* в Україні зареєстровано щонайменше 36 видів. До найпоширеніших, які часто траплялися в багатьох регіонах країни (понад 15), належать *E. aliphitoides*, *E. astragali*, *E. berberidis*, *E. divaricata*, *E. ehrenbergii*, *E. euonymi*, *E. ornata* var. *europaea*, *E. palczewskii*, *E. syringae-japonicae* та *E. trifoliorum*. До відносно рідкісних, що реєструвалися нечасто і в не багатьох регіонах, відносимо *E. baeumleri*, *E. elevata*, *E. euonymicola*, *E. friesii*, *E. grossulariae*, *E. hyperici*, *E. hypophylla*, *E. ornata* var. *ornata*, *E. penicillata*, *E. pseudoacaciae*, *E. robiniae*, *E. syringae*, *E. tortilis*, *E. vanbruntiana* та *E. viburni*. Лише з окремих місцевостей відомі *E. azaleae*, *E. begoniicola*, *E. corylacearum*, *E. deutziae*, *E. gorlenkoi*, *E. guarinonii*, *E. magnifica*, *E. magnusii*, *E. platani*, *E. rayssiae*, *E. russellii* та *E. symphoricarpi*. Низка видів є заносними, більшість з них зареєстровані в Україні відносно недавно — переважно протягом останнього століття. Це *E. aliphitoides* (Jaczewski, 1912; Wróblewski, 1913), *E. azaleae* (Heluta et al., 2004), *E. begoniicola* (наводимо вперше), *E. corylacearum* (Heluta et al., 2019a; Heluta, Fokshei, 2020), *E. deutziae* (наводимо вперше), *E. elevata* (Heluta et al., 2009; Korytnianska et al., 2010), *E. euonymicola* (Potebnia, 1916; Girzitska, 1926), *E. guarinonii* (Heluta, 1989), *E. magnifica* (Palagecha, Chumak, 2011), *E. palczewskii* (Heluta, 1981; Heluta, Gorlenko, 1984), *E. platani* (Vasiljeva et al., 1988; Dudka et al., 2004), *E. russellii* (Heluta, Marchenko, 1987), *E. symphoricarpi* (Heluta et al., 2016a, b), *E. syringae* (Lavitska, 1955, 1966), *E. syringae-japonicae* (Solomakhina, Prudenko, 1998; Navrylo, 1999b) та *E. vanbruntiana* (Heluta, 1981; Heluta, Gorlenko, 1981). Зазначимо, що деякі з них за останні десятиліття стали звичайними видами в Україні. Такими є *E. aliphitoides*, *E. palczewskii*, *E. syringae-japonicae* та *E. vanbruntiana*. Деякі види можуть масово розвиватися в окремих регіонах чи місцевостях — *E. azaleae*

на Центральному Поліссі та в Києві, *E. elevata* на Південному березі Криму і також у Києві, *E. platani* в Криму та на Одещині. Широкого розповсюдження в Карпатах набуває нещодавно зареєстрований *E. corylacearum*, у Києві починає масово траплятися *E. symphoricarpi*. Такі види, як *E. begoniicola*, *E. deutziae*, *E. euonymicola*, *E. guarinonii*, *E. magnifica* та *E. russellii* відомі з небагатьох локалітетів, однак *E. magnifica* масово уражує магнолії в Києві, у Ботанічному саду імені академіка О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка. В той же час зник північноамериканський вид *E. syringae* після поширення на бузку східноазійського *E. syringae-japonicae*. Перестав також траплятися на жовтій акації (*Caragana arborescens* Lam.) аборигенний *E. robiniae*, цілком витіснений східноазійським *E. palczewskii*.

Опис роду і ключ для визначення його секцій та видів секції *Erysiphe* подано в попередній нашій статті (Heluta, 2023). Тому тут ми наводимо лише ключ для визначення представників секції *Microsphaera*, зареєстрованих в Україні, та їх список з описами, видами рослин-живителів та розподілом за регіонами. Поширення видів грибів подається відповідно до районування, запропонованого для "Флори грибів України" (Heluta, 1989). Для зручності читача ми повторюємо карту районів України (рис. 1), наведену в попередніх наших статтях (Heluta, 2022, 2023). З метою спрощення тексту та зменшення його обсягу подаються лише синоніми, під якими в Україні найчастіше наводився той чи інший таксон. Вся синоніміка доступна в монографії У. Брауна і Р. Кука (Braun, Cook, 2012) та на електронному ресурсі *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>).

***Erysiphe* sect. *Microsphaera* (Lév.) U. Braun & Shishkoff**

Microsphaera Lév., Anns Sci. Nat., Bot., sér. 3 15: 381. 1851. – *Trichocladia* (de Bary) Neger, Flora, Regensburg 88: 350. 1901.

Типовий вид: *Erysiphe divaricata* (Wallr.) U. Braun & S. Takam.

Секція об'єднує види роду *Erysiphe* з плодовими тілами, що мають диференційовані від міцелію придатки, які закінчуються дихотомічно розгалуженими верхівковими частинами. Паразити переважно дерев та чагарників. В Україні щонайменше 36 видів.



Рис. 1. Райони Флори грибів України (Heluta, 1989): ВЛс — Волинський Лісостеп, ГК — Гірський Крим, ДЗЛс — Донецький злаково-лучний Степ, ЗК — Закарпаття, ЗЛс — Західний Лісостеп, ЗП — Західне Полісся, ЗУЛ — Західноукраїнські ліси, КЛ — Карпатські ліси, КрЛс — Кримський Лісостеп, КрС — Кримський Степ, ЛЗЛс — Лівобережний злаково-лучний Степ, ЛЗС — Лівобережний злаковий Степ, ЛЛс — Лівобережний Лісостеп, ЛП — Лівобережне Полісся, МП — Мале Полісся, ПБК — Південний берег Криму, ПЗЛс — Правобережний злаково-лучний Степ, ПЗС — Правобережний злаковий Степ, ПКЛ — Прикарпатські ліси, ПЛс — Правобережний Лісостеп, ПС — Полинний Степ, РЛ — Розтоцькі ліси, СЗЛс — Старобільський злаково-лучний Степ, СРЛ — Середньоруські ліси, ХЛс — Харківський Лісостеп, ЦП — Центральне (Правобережне) Полісся

Fig. 1. Regions of the *Flora of fungi of Ukraine* (Heluta, 1989): ВЛс — Volyn (Volhynian) Forest-Steppe, ГК — Mountain Crimea, ДЗЛс — Donetsk Grass-Meadow Steppe, ЗК — Transcarpathia, ЗЛс — Western Forest-Steppe, ЗП — Western Polissya, ЗУЛ — Western Ukrainian Forests, КЛ — Carpathian Forests, КрЛс — Crimean Forest-Steppe, КрС — Crimean Steppe, ЛЗЛс — Left Bank Grass-Meadow Steppe, ЛЗС — Left Bank Grass Steppe, ЛЛс — Left Bank Forest-Steppe, ЛП — Left Bank Polissya, МП — Lesser Polissya, ПБК — South Coast of Crimea, ПЗЛс — Right Bank Grass-Meadow Steppe, ПЗС — Right Bank Grass Steppe, ПЛс — Right Bank Forest-Steppe, ПС — Polynovi (Artemisia) Steppe, РЛ — Roztochchya Forests, СЗЛс — Starobilska Grass-Meadow Steppe, СРЛ — East European (Central Russian) Upland Forests, ХЛс — Kharkiv Forest-Steppe, ЦП — Central (Right Bank) Polissya

Ключ для визначення видів секції *Microsphaera* роду *Erysiphe*

1. Придатки короткі, їхня довжина не перевищує 3-х діаметрів хазмотецію, зрідка вони трохи довші, однак не збираються в пучок над плодовим тілом 2

– Придатки довгі, дорівнюють 3–12 діаметрам хазмотецію 26

2. Стержень придатка 1–4 рази септований, придатки щонайменше в нижній половині забарвлені. На видах роду *Begonia* (*Begoniaceae*) 5. *E. begoniicola*

– Стержні придатків несептовані або ж з однією базальною перегородкою, зрідка перегоронок до 3-х, безбарвні або забарвлені в базальній частині, дуже рідко забарвлені більше 3

3. Кінцеві гілочки придатків прямі 4

– Кінцеві гілочки переважно більш-менш зігнуті або навіть загнуті, лише деякі гілочки можуть бути прямими 9

4. Придатки за довжиною не перевищують діаметра хазмотецію. На *Daphne mezereum* (*Thymelaeaceae*) **15. E. gorlenkoi**

– Придатки довші, дорівнюють 1–3 діаметрам хазмотецію 5

5. Гілочки першого і другого порядків більш-менш видовжені, внаслідок цього кінцеві частини придатка не компактні 6

– Гілочки першого і другого порядків короткі, тому кінцеві частини придатка щільні, компактні 8

6. Придатки за довжиною дорівнюють 1,0–1,5 діаметрам хазмотецію. На видах роду *Sambucus* (*Viburnaceae*) **35. E. vanbruntiana**

– Придатки дорівнюють 2–3 діаметрам хазмотецію 7

7. Конідії більш-менш циліндричні, з заокругленими кінцями, до 50 мкм завдовжки, відношення довжини до товщини в межах 2,1–3,1. На видах родини *Berberidaceae* **6. E. berberidis**

– Конідії від циліндричних до еліпсоїдних, з дещо обрубаними кінцями, коротші, до 40 мкм, відношення довжини до товщини переважно в межах 1,6–2,6. На видах роду *Lonicera* (*Caprifoliaceae*) **11. E. ehrenbergii**

8(5). Гілочки останніх порядків порівняно короткі. Закінчення придатків часто трихотомічні, з головними променями, які виникають унаслідок порушення дихотомічності. На видах родів *Caragana* і *Robinia* (*Fabaceae*) **23. E. palczewskii**

– Гілочки останніх порядків порівняно довгі. Закінчення придатків дихотомічні, трихотомічність не спостерігається. На видах родини *Grossulariaceae* **16. E. grossulariae**

9(3). Придатки численні, до 40. Сумки 4–7-спорові. В Україні лише на видах роду *Rhododendron*, однак у світі й на інших представниках родини (*Ericaceae*) **3. E. azaleae**

– Придатків менше, до 20, а якщо більше, то сумки 6–8-спорові 10

10. Стержень придатка забарвлений по всій довжині чи, щонайменше, в нижній половині.

На видах родів *Syringa* та *Ligustrum* (*Oleaceae*) **32. E. syringae-japonicae**

– Придатки безбарвні або забарвлені лише в базальній частині 11

11. Придатки відносно довгі і гнучкі, за довжиною переважно дорівнюють 1,5–2,5 діаметрам хазмотецію, інколи коротші або довші, до 4 діаметрів. На видах роду *Deutzia* (*Hydrangeaceae*) **8. E. deutziae**

– Придатки коротші і жорсткі, до 2-х діаметрів хазмотецію 12

12. Сумки переважно 6–8-спорові 13

– Сумки переважно 2–6-спорові, зрідка спор може бути більше, але таких сумок мало 18

13. Хазмотеції дрібні, переважно до 100 мкм у діаметрі, придатки нечисленні, частіше до 10, сумкоспори малі, найчастіше до 20 мкм завдовжки 14

– Хазмотеції більші, переважно за 100 мкм, або придатків понад 10, або спори більші, довші за 20 мкм 16

14. Хазмотеції переважно 80–100 мкм у діаметрі, зрідка трохи більші. Придатки забарвлені при основі, 3–5, зрідка 6 разів дихотомічно розгалужені. Сумки 5–8-спорові. На видах роду *Syringa* (*Oleaceae*) **32. E. syringae-japonicae**

– Хазмотеції дещо більші, придатки часто 6 разів розгалужені, на інших рослинах 15

15. Міцелій переважно на нижньому боці листової пластинки, сумки 6–8-спорові, спори до 28 мкм завдовжки. На видах роду *Alnus* (incl. *Duschekia*) (*Betulaceae*) **24. E. penicillata**

– Міцелій двосторонній, сумки (3–)6–8-спорові, спори до 23 мкм завдовжки. На видах роду *Corylus* (*Corylaceae*) **7. E. corylacearum**

16(13). Міцелій двосторонній, чіткими плямами, що зливаються в суцільний наліт, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, часто спричинює деформації уражених листків. На видах роду *Quercus* (*Fagaceae*) **1. E. alphitoides**

– Міцелій переважно на нижньому боці листової пластинки, малопомітний, інколи зверху, тоді не дуже помітними плямами (на *Alnus*) або ж сіруватий, рівномірний (на *Quercus*) 17

17. Хазмотеції переважно 80–145, до 155 мкм у діаметрі, конідії дуже довгі, до 65 мкм. На видах роду *Quercus* **19. E. hypophylla**

– Хазмотеції менші, 70–110, до 125 мкм, конідії коротші, до 42 мкм. На видах роду *Alnus* (incl. *Duschekia*) **21. E. penicillata**

18(12). Придатки переважно коротші за діаметр хазмотецію, відходять від нього майже вертикально. На видах роду *Betula* (*Betulaceae*) **226. *E. ornata* var. *europaea***

– Придатки довші, не вертикальні, відходять горизонтально або під незначним кутом до верхньої міцелію 19

19. Придатки з компактними кінцевими частинами, сумки 3–5(–6) спорів, спори великі, 18–28 мкм завдовжки. Конідієносці до 200 мкм завдовжки, базальні клітини конідієносців довгі, до 120 мкм. На видах роду *Platanus* (*Platanaceae*) **25. *E. platanii***

– Закінчення придатків менш компактне, кількість спор у сумці інша, спори менші. Конідієносці і базальні клітини коротші 20

20. Хазмотеції порівняно малі, переважно до 100 мкм у діаметрі, з незначною кількістю придатків, до 8 21

– Хазмотеції більші, з більшою кількістю придатків 22

21. Міцелій у вигляді щільних постійних плям. На видах роду *Euonymus* (*Celastraceae*), переважно на *E. fortunei* та *E. japonicus* **13. *E. euonymicola***

– Міцелій переважно зникаючий, рідше майже постійний. На видах роду *Viburnum* (*Viburnaceae*), головним чином на *V. lantana* **36. *E. viburni***

22(20). Сумки 2–5-, переважно 4-спорові. На видах роду *Rhamnus* (*Rhamnaceae*) .. **14. *E. friesii***

– Число спор у сумках інше, до 8 23

23. Сумки по 2–6 у хазмотеції, найчастіше по 4. На видах роду *Betula* (*Betulaceae*) **22a. *E. ornata* var. *ornata***

– Сумок більше, до 8–10 24

24. Придатки різної довжини на одному і тому ж хазмотеції, до 2-х його діаметрів, поряд із зігнутими кінцевими їхніми гілочками, трапляються й прямі. Сумок до 8. На видах роду *Syringa* (*Oleaceae*) **31. *E. syringae***

– Придатки приблизно однакової довжини, до 1,5 діаметра хазмотецію. Кінцеві гілочки завжди зігнуті. Сумок до 10 25

25. Хазмотеції до 145 мкм у діаметрі. Сумки по 5–15, до 20. На видах роду *Magnolia* s. l. (*Magnoliaceae*) та *Nelumbo nucifera* Gaertn. (*Nelumbaceae*) **20. *E. magnifica***

– Хазмотеції менші, до 130 мкм у діаметрі. Сумки переважно по 4–12. На видах роду *Viburnum* (*Viburnaceae*) **36. *E. viburni***

26(1). Придатки майже по всій довжині забарвлені 27

– Придатки безбарвні або коричнюваті при основі 28

27. Придатки зібрані в пучки, їхні закінчення майже завжди прості, зрідка один раз, ще рідше два рази вилчасто розгалужені. На видах родини *Cornaceae* **33. *E. tortilis***

– Придатки відходять від плодового тіла радіально, їхні закінчення до 6 разів дихтомічно галузяться. На видах родини *Oxalidaceae* **29. *E. russellii***

28(26). Придатки відходять від хазмотецію радіально, більш-менш горизонтально, не піднімаються над міцелієм, зрідка можуть трохи підніматися і мати ледве помітну тенденцією прямувати в одному напрямку 29

– Придатки при основі зігнуті, йдуть від хазмотецію паралельно вгору, часто сплітаються над плодовими тілами 38

29. Придатки на кінцях багаторазово більш-менш правильно дихтомічно розгалужені30

– Придатки на кінцях прості, зрідка вилчасто нещільно 1–4 рази розгалужені 36

30. Придатки відносно короткі, завдовжки до 5–7 діаметрів хазмотецію 31

– Придатки довші, до 12 діаметрів хазмотецію 32

31. Придатки завдовжки рівні 4–5 діаметрам хазмотецію, кінцеві гілочки загнуті. На видах роду *Catalpa* (*Bignoniaceae*) **10. *E. elevata***

– Придатки завдовжки рівні 2–7 діаметрам хазмотецію, кінцеві гілочки прямі. На видах роду *Symphoricarpos* (*Caprifoliaceae*) **30. *E. symphoricarpi***

32(30). Придатки дуже мінливі, міцелієподібні, звивисті, колінчасті, бородавчасті, до 8 діаметрів хазмотецію за довжиною. На *Spartium junceum*, лише південь України **27. *E. rayssiae***

– Придатки гнучкі, однак не міцелієподібні, не колінчасті 33

33. Хазмотеції 80–120(–170) мкм у діаметрі. На видах родів *Baptisia*, *Chamaecytisus*, *Laburnum* і, можливо, інших бобових (*Fabaceae*) **17. *E. guarinonii***

– Хазмотеції менші, 60–110(–140) мкм у діаметрі 34

34. Придатки завдовжки рівні 4–12 діаметрам хазмотецію, розташовані радіально, однак у зрілих плодкових тіл виявляють тенденцію прямувати в одному напрямку. На

- Robinia pseudoacacia* (*Fabaceae*)
 **26. *E. pseudoacaciae***
 – Придатки коротші, до 10 діаметрів хазмотецію, розташовані лише радіально 35
 35. Хазмотеції до 100 мкм у діаметрі, придатки 3–10 діаметрів хазмотецію завдовжки. На видах роду *Lonicera* (*Caprifoliaceae*)
 **21. *E. magnusii***
 – Хазмотеції більші, до 140 мкм, придатки 2–7 діаметрів хазмотецію завдовжки. На *Frangula alnus* (*Rhamnaceae*) **9. *E. divaricata***
 36(29). Придатки несептовані, зрідка з однією перегородкою, переважно безбарвні. На видах роду *Hypericum* (*Hypericaceae*) **18. *E. hyperici***
 – Придатки септовані, безбарвні або ж забарвлені в нижній частині 37
 37. Придатки тонкостінні у верхній частині, товстостінні при основі (стінка до 2,5 мкм). Клітини перидію дуже неправильні, лабіринтоподібні. На видах родів *Caragana* та *Robinia* (*Fabaceae*) **28. *E. robiniae***
 – Придатки тонкостінні по всій довжині або стінка трохи потовщується до основи (до 1,5 мкм). Клітини перидію неправильно багатокутні. Переважно на видах роду *Trifolium*, а також і на інших бобових (*Fabaceae*)
 **34. *E. trifoliorum***
 38(28). Дихотомічні галуження закінчення придатків спостерігаються дуже рідко. На видах роду *Astragalus* (*Fabaceae*) **2. *E. astragali***
 – Дихотомічні галуження закінчення придатків утворюються часто 39
 39. Закінчення придатків 1–3 рази дихотомічно розгалужені. На видах роду *Vicia* (*Fabaceae*) **4. *E. baeumleri***
 – Закінчення придатків 3–5 разів дихотомічно галузяться. На видах роду *Euonymus* (*Celastraceae*) **12. *E. euonymi***

1. *Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.)

U. Braun & S. Takam. — еризифе дубова

Erysiphe alphitoides (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 5. 2000. – *Microsphaera alphitoides* Griff. & Maubl., Bull. Soc. Mycol. Fr. 28: 100. 1912.

Мицелій двосторонній на листках, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, часто призводить до деформації листків, білий або сіруватий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, борошністий, пізніше плівчастий, складається з гіф товщиною до 7 мкм.

Апресорії лопатеві, розташовані по одній або супротивно в парах, шириною до 10 мкм. Конідієносці утворюються на верхівці центральної частини материнської клітини або ж вони трохи бічні, прямі, до 200 мкм завд., базальні клітини циліндричні, переважно прямі, до 40 мкм завд., інколи трохи довші. Конідії утворюються по одній, бочкоподібні, до видовженоеліпсоїдних або майже циліндричних, 26–40(–45) × 12–22 мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,4–2,4, проростки більш-менш термінальні, від коротких до дуже довгих (до 6 товщин конідії), їхні апресорії різні на різних жителюх — від майже цілісних до розсічених на 8 лопатей. Хазмотеції численні, по обидва боки листової пластинки, однак численніші на верхньому боці, переважно зібрані у великі групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, (70–)80–150(–180) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 8–20, зрідка до 30, прямі або дугоподібно зігнуті догори, короткі, дорівнюють 0,75–1,5 діаметрам хазмотецію, інколи до 2 діаметрів, до 12 мкм завтов. біля основи, без перегородок або ж до 2-х разів септовані, безбарвні або біля основи трохи коричнюваті, на кінцях 3–5(–7) разів дихотомічно розгалужені, кінцеві гілочки більш-менш зігнуті. Сумки по 4–20, частіше по 8–15, еліпсоїдні або оберненояйцеподібні, на короткій ніжці, (40–)50–80 × 30–57 мкм, (4–)6–8-спорові. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, (14–)18–28 × (7–)10–15 мкм, безбарвні.

В Україні на видах родини *Fagaceae*, за її межами може інколи інфікувати представників інших родин — *Anacardiaceae*, *Fabaceae*, *Hippocastanaceae*, *Simaroubaceae* та, очевидно, *Onagraceae*. Тип на *Quercus robur* L., Франція (не зберігся), неотип на *Q. robur*, Швейцарія.

Поширення в Україні. На *Fagus* sp. (як *F. ferruginea* Sieb.) — Житомирська обл. (Jaczewski, 1917, 1927). На *Quercus castaneifolia* C.A. Mey. — ЛЗС (Heluta et al., 1987, 1992; Heluta, 1989). На *Q. ilex* L. — ПБК (Heluta, 1989, 1999b; Heluta, Isikov, 1991; Dudka et al., 2004). На *Q. lanceolata* Humb. & Bonpl. — ЗЛс (Heluta et al., 2016a). На *Q. lusitanica* Lam. — ПБК (Heluta, Isikov, 1991; Dudka et al., 2004). На *Q. macranthera* Fisch. & C.A. Mey. ex Hohen. — ПЛс. На *Q. macrocarpa* Michx. — ПЛс (Heluta, 1989). На *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl. — ГК, ЗЛс, ЗУЛ, КЛ, КрЛс, ЛЗС, ПБК,

ПЗЛС, ПЗС, ПЛс, РЛ (Wróblewski, 1912; Jaczewski, 1927; Heluta, 1984, 1989, 1998a, b; Heluta et al., 1992; Dudka et al., 1997, 2004, 2009a, 2019; Kuzub, 2000; Heluta, Isikov, 2004; Korytnianska, Popova, 2012; Prosyannikova et al., 2012, 2019; Kozłowska et al., 2015; Kravchuk et al., 2018b). На *Q. pubescens* Willd. — ГК, КрЛс, ЛЗС, ПБК, ПЛс (Jaczewski, 1927; Heluta, 1984, 1985b, 1986, 1989; Heluta, Andrianova, 1984; Heluta et al., 1987, 1992; Heluta, Isikov, 1991; Kuzub, 2000; Heluta, Isikov, 2004; Dudka et al., 2004, 2009a; Prosyannikova et al., 2012, 2016, 2019; Dzyunenko, Prosyannikova, 2013; Kravchuk et al., 2018b, 2019; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020). На *Q. robur* L. — ВЛс, ГК, ДЗЛС, ЗК, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, КрЛс, КрС, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, МП, ПБК, ПЗЛС, ПЗС, ПКЛ, ПЛс, ПС, РЛ, СЗЛС, СРЛ, ХЛс, ЦП (Jaczewski, 1912, 1917, 1927; Wróblewski, 1913; Dobrovolskiy, 1914; Kaznovskiy, 1915; Spagorov, 1916; Zweigbaumová, 1918; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Garbowski, 1922; Tselle, 1925; Girzitska, 1926, 1929; Dekenbakh, Korenev, 1927; Hrodzinska, 1928; Illichevskiy, 1938; Lavitska, 1939, 1947, 1949, 1966; Zerova, 1948; Bratus, 1949; Kharkevych, 1949, 1952, 1959a, b; Rayevska, Komaretska, 1949; Morochkovskiy, 1951, 1953b, 1956a; Isayeva, 1952; Radziyevskiy, 1952; Solomakhina, 1954; Smitska, 1955; Kryvoshey, 1958; Bukhalo, 1961a, b; Marchenko, 1963; Grebenchuk, Sherstniuk, 1975; Isikov, 1977; Solomakhina, 1977; Heluta, 1979, 1989, 1995, 1998a, b, 1999a, 2005, 2006; Koretskiy, 1979; Solomakhina, Smitska, 1985; Heluta et al., 1987, 1992, 2007, 2014, 2016a, 2019b; Heluta, Umanets, 1988; Heluta, Isikov, 1991; Burdyukova et al., 1992; Solomakhina et al., 1994; Tykhonenko et al., 1994; Kolomiets, 1998; Prudenko, Solomakhina, 1997; Solomakhina, Prudenko, 1998; Tkachenko et al., 1998; Havrylo, 1999b, c; Koroliova, 2000; Kuzub, 2000; Prydiuk, 2000; Dudka et al., 2004, 2009a, b, 2019; Holubtsova, 2007, 2008a, b; Dzhagan et al., 2008; Korytnianska et al., 2010, 2012, 2014b; Korytnianska, Popova, 2012, 2015; Kisil, Lytvynenko, 2013; Lytvynenko, Soroka, 2013; Gorkovenko, Prosyannikova, 2014; Kozłowska et al., 2015; Volutsa, 2016; Prylutskiy et al., 2017; Lykhenko, Spryahaylo, 2018; Sotnyk, 2018; Sukhomlyn et al., 2018; Akulov, Usichenko, 2020; Khandyuk, 2020; Khandyuk, Velychko, 2020; Yakovlyeva, 2020; Heluta, Anishchenko, 2021; Luchnikova, 2021; Makarenko, 2021; Shkurko, 2021; Hleb et al., 2023). На *Q. rubra* L. — ЛЗС, ЦП (Dudka et al., 2009a). На *Quercus* spp. — ГК,

ЗЛс, ЗП, КЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, ПБК, ПЗЛС, ПЗС, ПЛс, ЦП (Garbowski, 1924; Jaczewski, 1927; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989; Heluta, Isikov, 1991; Kuzub, 2002; Dudka et al., 2004; Kravchuk, Prosyannikova, 2013; Heluta et al., 2016a; Kravchuk et al., 2018a).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Греція, Данія, Іспанія, Італія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Азербайджан, Вірменія, Грузія, Ізраїль, Індія, Ірак, Іран, Казахстан, Киргизстан, Китай, Кіпр, Корея, Ліван, Непал, Російська Федерація (Далекий Схід, Зах. Сибір), Таджикистан, Туреччина, Туркменістан, Узбекистан, Шрі-Ланка, Японія; Африка: Ефіопія, Канарські о-ви (Іспанія), Мадейра (Португалія), Мадагаскар, Марокко; Північна Америка: Канада, США, Ямайка; Південна Америка: Аргентина, Бразилія, Уругвай, Чилі; Австралія й Океанія: Австралія, Нова Зеландія.

Примітка. *Erysiphe alphitoides* належить до грибів, які з'явилися в Європі відносно недавно. Походження його не розкрито, однак є гіпотеза про завезення цього гриба португальськими дослідниками разом із тропічними рослинами (Desprez-Loustau et al., 2017). Вид описано з Франції на початку ХХ ст., за декілька років він поширився по всій Євразії. Борошниста роса, яка ним спричинюється, завдає значної шкоди дубу і через це може навіть призводити до значних змін в екосистемах. Як було показано В.П. Гелютою та О.Ю. Уманець (Heluta, Umanets, 1988), на Півдні України дубові гайки (так звані колки) через цю хворобу поступово замінюються на менш цінні березові та осикові з відповідним витісненням свити дуба. Цей процес, хоча й не так інтенсивно, відбувається і в північніших регіонах України, де дуб заміщується березою та грабом.

За допомогою молекулярно-філогенетичних методів показано, що на дубі розвивається комплекс морфологічно близьких видів — *E. alphitoides*, *E. epigena* S. Takam. & U. Braun, *E. hypogena* S. Takam. & U. Braun, *E. hypophylla* (Nevod.) U. Braun & Cunningt. та *E. quercicola* S. Takam. & U. Braun (Takamatsu et al., 2007). З них *E. alphitoides* та *E. hypophylla* звичайні в Європі, решта видів приурочені до Східної Азії. Однак є повідомлення, що в Європі зареєстровано також і *E. quercicola* — на дубі у Франції (Marçais et al., 2017), дубі та манго в Іспанії (Desprez-Loustau et al., 2017) і на *Castanea sativa* L. в Азербайджані (Abasova et al., 2018).

2. *Erysiphe astragali* DC. — еризифе астрагалова

Erysiphe astragali DC., Fl. franç., Edn 3 (Paris) 5/6: 105. 1815. — *Microsphaera astragali* (DC.)

Trevis., Spighe Paglie: 39. 1853. – *Trichocladia astragali* (DC.) Neger, Flora, Regensburg 88: 350. 1901.

Міцелій двосторонній на листках та на стеблах, часто призводить до деформації листків, білий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, павутинистий, потім борошністий, пізніше пливчастий. Аapresорії лопатеві. Конідиєносці утворюються на верхівці материнської клітини, прямі, базальні клітини циліндричні, до 50 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовженоеліпсоїдні до майже циліндричних, 25–45 × (10–)12–17(–24) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,4–2,4. Хазмотеції численні, переважно зібрані у великі групи або навіть суцільним шаром на уражених органах, сплітаються придатками й утворюють кірочки, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, 80–120(–155) мкм у діаметрі. Клітини перидію нечіткі, неправильно багатокутні, до 20 мкм у поперечнику. Придатки переважно екваторіальні, по 5–25, частіше по 15–20, при основі дугоподібно зігнуті догори, згинаючись, піднімаються вгору і йдуть паралельно в одному напрямку, унаслідок чого створюється враження, що вони розташовані у верхній частині плодового тіла та відходять від нього пучком, звивисті, довгі, до 12 діаметрів хазмотецію, до 12 мкм завтов. біля основи, без перегородок або ж до 2-, зрідка до 3-х разів септовані в нижній частині, безбарвні або біля основи трохи коричнюваті, на кінцях переважно прості або ж до 3-х разів нещільно, розкидисто дихтомічно розгалужені, гілочки першого порядку дещо зігнуті, кінцеві прямі або ж більш-менш зігнуті. Сумки по 5–14, еліпсоїдні або оберненояйцеподібні, на короткій ніжці, (50–)60–80(–85) × 23–40(–50) мкм, переважно 3–5-спорові, зрідка спор 2 або 6. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, 16–27 × 10–16 мкм, безбарвні.

На видах родів *Astracantha* Podlech, *Astragalus* L. та *Oxytropis* DC. (*Fabaceae*), в Україні переважно на *Astragalus*. Тип на *Astragalus glycyphyllos* L., Франція.

Поширення в Україні. На *Astragalus albicaulis* DC. — ХЛс (Rtishcheva, 1966). На *A. borysthenticus* Klokov (лише анаморфа) — ЛЗЛС (Heluta, 1989). На *A. cicer* L. (лише анаморфа) — ДЗЛС, ПЛс, СЗЛС (Hrodzinska, 1928; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta et al., 1987; Kondratyuk et al., 1988; Heluta, 1989; Dudka et al., 2009a). На *A. dasyanthus* Pall. — ЛЛс, ПЛс, ХЛс (Morochkovskiy,

1958; Morochkovska, Perelay, 1983; Heluta, 1989; Tkachenko et al., 1998; Havrylo, 1999a, 2001; Dudka et al., 2009a). На *A. glycyphylloides* DC. — ГК. На *A. glycyphyllos* L. — ГК, ДЗЛС, ЗК, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, МП, ПБК, ПЗЛС, ПКЛ, ПЛс, РЛ, СЗЛС, СРЛ, ХЛс, ЦП (Sredinskiy, 1873; Krupa, 1888, 1889; Tranzschel, 1902; Bobyak, 1907; Raciborski, 1910; Wróblewski, 1912–1915; Trebu, 1913; Kaznovskiy, 1915; Potebnia, 1916; Zweigbaumová, 1918; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Garbowski, 1924; Tselle, 1925; Petrak, 1925; Jaczewski, 1927; Girzitska, 1929; Illichevskiy, 1938; Lavitska, 1939, 1947, 1949; Rayevska, Komaretska, 1949; Kharkevych, 1959a; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Grebenchuk, Sherstniuk, 1975; Heluta, 1984, 1989, 1995, 1998a, b, 2000, 2006; Heluta et al., 1987, 2011, 2016, 2019b; Dudka et al., 1997, 2004, 2009a, 2019; Solomakhina, Prudenko, 1998; Havrylo, 1999b, 2001; Kuzub, 2000, 2002; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Tykhonenko, Heluta, 2011; Korytnianska, Popova, 2012; Kozłowska et al., 2015; Kravchuk et al., 2018b; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020; Heluta, Anishchenko, 2021). На *A. hamosus* L. — КрЛс (Kravchuk et al., 2019). На *A. onobrychis* L. (лише анаморфа) — ПЛс (Heluta, 1989). На *A. pubiflorus* DC. — ДЗЛС, ЛЛс (Morochkovskiy, 1958; Heluta et al., 1987; Heluta, 1989, 2005; Tkachenko et al., 1998; Dudka et al., 2009a). На *A. varius* S.G. Gmel. (Morochkovskiy et al., 1969). На *Astragalus* spp. — ГК, КЛ, ЛЗЛС, ЛЗС, кол. Київська губ. (Isachenko, 1896; Jaczewski, 1927; Heluta et al., 1987; Kuzub, 2000; Kravchuk, Prosyannikova, 2013; Prylutskiy et al., 2017). На *Oxytropis* sp. — ДЗЛС (Heluta, 2005).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Данія, Іспанія, Італія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Афганістан, Вірменія, Іран, Казахстан, Киргизстан, Китай, Пакистан, Російська Федерація (Далекий Схід, Сибір), Туреччина, Туркменістан, Японія; Африка: Канарські о-ви (Іспанія), Марокко; Північна Америка: США.

3. *Erysiphe azaleae* (U. Braun) U. Braun & S. Takam. — еризифе азалієва

Erysiphe azaleae (U. Braun) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 5. 2000. – *Microsphaera azaleae* U. Braun, Mycotaxon 14(1): 370. 1982.

Міцелій двосторонній на листках, на квітко- і плодоніжках, чашечках та плодах, білий або сіруватий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, складається з гіф товщиною до 6 мкм. Апресорії соскоподібні до лопатевих, розташовані по одній або супротивно в парах, до 10 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхівці центральної частини материнської клітини або ж вони трохи бічні, прямі, до 150 мкм завд., базальні клітини від майже прямих до дещо покручених або зігнутих, до 50 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовженоеліпсоїдні до майже циліндричних, $(25-)\text{30-45}(-55) \times 9-16$ мкм, відношення довжини до товщини в межах 2,5–3,5, проростки більш-менш термінальні, від коротких до помірно довгих (до 2,5 товщин конідії), їхні апресорії розсічені на 2–6 лопатей. Хазмотеції численні, по обидва боки листової пластинки, однак численніші на нижньому боці, також на квітко- і плодоніжках, чашечках та плодах, розсіяні або ж зібрані в нечіткі групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, 100–130(–170) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 10–40, прямі або трохи зігнуті, короткі, дорівнюють 0,8–1,5 діаметрам хазмотецію, інколи до 2-х діаметрів, до 10 мкм завтов. біля основи, без перегородок або з однією септою в базальній частині, безбарвні, на кінцях 4–6 разів щільно дихотомічно розгалужені, кінцеві гілочки зігнуті. Сумки по 4–10, частіше по 6–8, широкоеліпсоїдні або яйцеподібні, на короткій ніжці, $35-60 \times 30-50$ мкм, переважно 5–6-спорові, рідше спор 4 або 7. Спори еліпсоїдні до дещо видовжено-яйцеподібних, $(15,5-)\text{17-25}(-28) \times 10-16$ мкм, безбарвні.

На представниках родини *Ericaceae*, в Україні лише на видах роду *Rhododendron* L. Тип на *Rhododendron nudiflorum* (L.) Torr., США.

Поширення в Україні. На *Rhododendron calendulaceum* (Michx.) Torr. — ПЛс. На *R. japonica* (A. Grai) Suring — ПЛс (Heluta et al., 2004). На *R. luteum* Sweet — ЗП, ЗУЛ, ПЛс, ЦП (Heluta et al., 2004; Heluta, Anishchenko, 2021). На *R. molle* (Blume) G. Don — ЗУЛ. На *R. nudiflorum* Torr. — ПЛс. На *R. occidentale* (Torr. & A. Gray) A. Gray — ПЛс.

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Велика Британія, Італія, Латвія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща,

Російська Федерація, Словаччина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Російська Федерація (Далекий Схід); Північна Америка: Канада, США.

Примітка. Вид занесено в Європу з Північної Америки відносно недавно, в останні десятиріччя минулого століття, очевидно, через Велику Британію (Ing, 2000; Inman et al., 2000; Heluta et al., 2004). В Україні вперше зареєстрований у 2002 р. на *R. luteum* у Києві — в Ботанічному саду імені академіка О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, майже одночасно і в Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України. Пізніше ми виявили, що *E. azaleae* епіфітотійно поширений в природному ареалі *R. luteum* на території Житомирської та Рівненської областей. Крім того, він перейшов на низку видів роду *Rhododendron* у першому зі згаданих ботанічних садів.

4. *Erysiphe baeumleri* (Magnus) U. Braun & S. Takam. — еризифе Боймлера

Erysiphe baeumleri (Magnus) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 5. 2000. – *Microsphaera baeumleri* Magnus [sic. bäumleri], Ber. Deutsch. bot. Ges. 17: 148. 1899. – *Trichocladia baeumleri* (Magnus) Neger, Krypt.-Fl. Brandenburg (Leipzig) 7(1): 123. 1905.

Міцелій на листках, двосторонній, однак значно ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, білий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, павутинистий, борошнисто-павутинистий. Апресорії лопатеві, розташовані переважно по одній. Конідієносці утворюються на верхівці материнської клітини, базальні клітини циліндричні, прямі або тільки дещо вигнуто-звивисті, до 35 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовженоеліпсоїдні до циліндричних, $22-46 \times 10-20$ мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,9–2,9, проростки термінальні, короткі, без апресоріїв або з цілісними або неясно лопатевими апресоріями. Хазмотеції численні, переважно розсіяні або зібрані в нечіткі групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, $(70-)\text{80-140}(-160)$ мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні до округлих, до 25 мкм у поперечнику. Придатки переважно екваторіальні, по 6–25, частіше по 10–15, при основі дугоподібно зігнуті догори, згинаючись, піднімаються вгору і йдуть паралельно в одному напрямку та переплітаються, в результаті чого створюється враження, що вони розташовані у верхній частині плодового тіла й відходять від

нього пучком, прямі до дещо звивистих, довгі, до 10 діаметрів хазмотецію, до 10,5 мкм завтов. біля основи, без перегородок або ж до 2-х разів септовані в нижній частині, безбарвні або біля основи трохи коричнюваті, на кінцях переважно прості або ж до 5 разів нещільно, розкидисто дихтомічно розгалужені, гілочки першого порядку довгі, як і кінцеві, прямі. Сумки по 3–12, еліпсоїдні або яйцеподібні, на короткій ніжці, (40–)50–72 × (20–)25–40(–46) мкм, 3–4-спорові, зрідка спор 2 або 5–6. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, (15–)17–25(–30) × 9–17 мкм, безбарвні.

Лише на видах роду *Vicia* L. (*Fabaceae*). Тип на *V. sylvatica* L., Чехія.

Поширення в Україні. На *Vicia cassubica* L. — ЛП, ПЛс, ЦП (Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 1995; Holubtsova, 2008b; Dudka et al., 2009a). На *V. cracca* L. — ЗК, ЗП, КЛ, ПЛс (Marchenko, 1963; Heluta, 1989; Dudka et al., 2019; Heluta, Anishchenko, 2021). На *V. hirsuta* (L.) S.F. Gray — ПЛс (Heluta, 1989, 2006; Dzhagan et al., 2008). На *V. sylvatica* L. — ЗЛс, КЛ, ХЛс (Jaczewski, 1927; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989; Heluta et al., 2011, 2018; Tykhonenko, Heluta, 2011); Dudka et al., 2019. На *V. tenuifolia* Roth — ЛЛс (Shkurko, 2021). На *V. villosa* Roth — КЛ, ПЛс (Heluta, 1989, 2006; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2019). На *Vicia* spp. — ЗЛс, КЛ, ЛЗЛс, ЛЛс, ПЛс, ХЛс, ЦП (Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 1995; Prylutskiy et al., 2017; Dudka et al., 2019).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Естонія, Італія, Латвія, Литва, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Угорщина, Україна, Сербія, Словаччина, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Вірменія, Грузія, Казахстан, Киргизстан, Китай, Російська Федерація (Східний Сибір, Далекий Схід), Японія; Північна Америка: Канада, США; Південна Америка: Аргентина, Чилі.

Примітка. Оскільки на представниках роду *Vicia* може розвиватися декілька видів роду *Erysiphe*, то зразки *E. baeumleri* з недостатньо зрілими хазмотеціями, очевидно, можуть помилково відноситись до інших видів роду, тому потрібно збирати матеріали із цілком зрілими плодовими тілами.

5. *Erysiphe begoniicola* U. Braun & S. Takam. — еризифе бегонієва

Erysiphe begoniicola U. Braun & S. Takam., *Schlechtendalia* 4: 5. 2000.

Мицелій двосторонній на листках, черешках та суцвіттях, білий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, складається з гіф товщиною до 7,5 мкм. Апресорії розташовані переважно по одній, соскоподібні до лопатевих, до 8 мкм у поперечнику. Конідієносці прямі, простоячі, базальні клітини циліндричні, до 55 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовжено-еліпсоїдні до циліндричних із заокругленими краями, великі, (25–)35–60(–70) × (12–)14–22,5(–25) мкм, відношення довжини до товщини в межах 2,1–3,1, проростки переважно термінальні, короткі (до 0,25–1,0 товщини конідії), їхні апресорії від цілісних до 2–6-лопатевих. Хазмотеції переважно зібрані в групи, 90–150 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 25 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 6–30, частіше по 10–22, доволі жорсткі, короткі, дорівнюють 1,0–1,5 діаметрам хазмотецію, до 14 мкм завтов. біля основи, 1–3(–4) рази септовані, зрідка без перегородок, забарвлені в нижній половині, на кінцях 4–5 разів переважно щільно дихтомічно розгалужені, гілочки першого і другого порядків видовжені, кінцеві гілочки прямі, зрідка деякі трохи зігнуті.

Сумки по 6–10, еліпсоїдні до оберненояйцеподібних, сидячі або на короткій ніжці, 50–80 × 30–50 мкм, 5–8-спорові, рідше спор 3–4. Спори еліпсоїдні до короткояйцеподібних, 16–24 × 10–16 мкм, безбарвні.

На представниках роду *Begonia* L. (*Begoniaceae*). Тип на *Begonia* sp. cult., Велика Британія.

Поширення в Україні. На *Begonia* sp. cult. — ПЛс.

Загальне поширення. Європа, Азія, Південна Африка, Північна Америка, Південна Америка (Аргентина), Австралія й Океанія (Нова Зеландія).

Примітка. Вид поширений у світі переважно на стадії анаморфи, плодові тіла утворюються надзвичайно рідко. Виявлений нами лише один раз на рослинах, висаджених на літо перед будівлею Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (м. Київ). Хазмотеції не формувалися, тому опис значною мірою запозичено з монографії У. Брауна та Р. Кука (Braun, Cook, 2012).

6. *Erysiphe berberidis* DC. — еризифе барбарисова

Erysiphe berberidis DC., in Lamarck & de Candolle, *Fl. franç.*, Edn 3 (Paris) 2: 275. 1805. – *Microsphaera berberidis* (DC.) Lév., *Annls Sci. Nat., Bot.*

sér. 3 15: 159. 1851. – *Microsphaera penicillata* f. *ilicis* Potebnia, Gribnye parazity vysshikh rasteniy Kharkovskoy i smezhnykh guberniy 2: 243. 1916. — *Microsphaera berberidis* f. *mahoniae* Jacz., Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Lenin-grad): 319. 1927.

Мицелій двосторонній на листках, молодих пагонах, інколи на плодах, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, білий чи сіруватий, чіткими або розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, тонкий, складається з гіф товщиною до 7 мкм. Апрусорії соскоподібні до лопатевих. Конідіеносці утворюються на верхівці центральної частини материнської клітини, прямі, до 80 мкм завд., базальні клітини циліндричні, прямі, довжиною до 45 мкм. Конідії утворюються по одній, більш-менш циліндричні, з заокругленими кінцями, (20–)25–45(–50) × 9–18 мкм, відношення довжини до товщини в межах 2,1–3,1, проростки переважно термінальні, від коротких до помірно довгих (до 2,5 товщин конідії), їхні апресорії від переважно цілісних до 2–5-лопатевих. Хазмотеції численні, розсіяні або в невеликих групах, темно-коричневі, напівкулясті, (70–)80–115(–130) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 20 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 5–15, до 20, прямі або дугасті, короткі, дорівнюють 1–2 діаметрам хазмотеції, інколи трохи довші, до 12 мкм завтов. біля основи, без перегородок чи з однією септою в базальній частині, безбарвні або при основі коричнюваті, на кінцях 3–5 разів нещільно дихтомічно розгалужені, гілочки першого і другого порядків часто видовжені, кінцеві прямі, не зігнуті. Сумки по 4–10, інколи до 12, еліпсоїдні або яйцеподібні, сидячі чи на короткій ніжці, (28–)40–60 × 25–40 мкм, переважно 3–5-спорові, рідше спор 6 або 7. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних, (16–)18–25 × 10–14 мкм, безбарвні.

На представниках роду *Berberis* s. l. (*Berberidaceae*). Тип на *Berberis* sp., Франція.

Поширення в Україні. На *Berberis coxii* Schneid. — ПБК (Heluta, 1999b; Dudka et al., 2004). На *B. thunbergii* DC. — ЦП (Heluta et al., 2019b). На *B. vulgaris* L. — ГК, ДЗЛС, ЗК, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, КрЛс, КрС, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, МП, ПБК, ПЗЛС, ПЗС, ПЛс, СРЛ, ХЛс, ЦП (Léveillé, 1842; Sredinskiy, 1873; Krupa, 1888, 1889; Isachenko, 1896; Bobyak, 1907; Trebu, 1913;

Kaznovskiy, 1915; Wróblewski, 1915; Potebnia, 1916; Tselle, 1925; Girzitska, 1926; Jaczewski, 1927; Hrodzinska, 1928; Lavitska, 1939, 1958; Solomakhina, 1954; Morochkovskiy, 1953b; Kharkevych, 1959a, b; Vasiljeva, 1960; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Koretskyi, 1979; Solomakhina, Smitska, 1985; Stasevych, 1985a; Heluta et al., 1987, 2007, 2016; Heluta, 1989, 1995, 1999a, 2003, 2006; Heluta, Isikov, 1991; Havrylo, 1999b; Prydiuk, 2000; Dudka et al., 2004, 2009a, 2019; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Korytnianska et al., 2010, 2012; Prosyannikova et al., 2012, 2019; Dzyunenko, Prosyannikova, 2013; Gorkovenko, Prosyannikova, 2014; Heluta, Anishchenko, 2021). На *Berberis* spp. — ГК, ЗК, ЗЛс, КрЛс, ПБК, ПЗС, ПЛс, ЦП (Kharkevych, 1949; Vasiljeva, 1960; Heluta, 1989, 1999b, 2000; Heluta, Isikov, 1991; Dudka et al., 2004; Koroliova, Dmytruk, 2013; Kravchuk, Prosyannikova, 2013; Heluta et al., 2016a; Kravchuk et al., 2018a, b). На *Mahonia aquifolium* (Pursch.) Nutt. — ВЛс, ЗК, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КрЛс, КрС, ПБК, ПЗС, ПЛс (Garbowski, 1924; Morochkovskiy et al., 1969; Koretskyi, 1979; Marchenko, 1979b; Bakayeva et al., 1984; Stasevych, 1985a; Heluta et al., 1987; Heluta, 1989, 1999b; Heluta, Isikov, 1991; Kuzub, 2000; Dudka et al., 2004; Korytnianska et al., 2010, 2012; Heluta, Anishchenko, 2021; Hleb et al., 2023). На *M. fortunei* (Lindl.) Fedde — ПБК (Heluta, Isikov, 1991; Dudka et al., 2004).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Велика Британія, Данія, Італія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Афганістан, Вірменія, Ізраїль, Індія, Іран, Казахстан, Киргизстан, Китай, Ліван, Російська Федерація (Далекий Схід), Таджикистан, Туркменістан, Туреччина, Узбекистан, Японія.

Примітка. Нещодавно було здійснено молекулярно-філогенетичний і морфологічний аналізи зразків борошністоросяних грибів, зібраних у різних регіонах земної кулі на видах родів *Berberis* L. та *Mahonia* Nutt. (Liu et al., 2022). У результаті показано, що за морфологічними ознаками телеоморфи ці гриби, які раніше відносили до кількох видів роду *Erysiphe*, є надзвичайно мінливими, однак їхня конідіальна стадія має однакову морфологію. На філогенетичному дереві досліджені зразки групуються в одну кладу, що не дає підстав відносити їх до різних видів. Тому автори згаданого дослідження включають раніше описані на барбарисі *E. berberidicola* (F.L. Tai) U. Braun & S. Takam. та *E. mul-*

tappendices (Z.Y. Zhao & Y.N. Yu) U. Braun & S. Takam. до *E. berberidis*. У той же час ці дослідники зазначають, що є три морфологічні типи *E. berberidis* s. l., які мають характерні відмінності в послідовностях ДНК. З огляду на це до здійснення майбутніх багатолокусних аналізів пропонується розглядати такі типи як різновиди *E. berberidis* — var. *berberidis*, var. *asiatica* та var. *dimorpha*. Однак на філогенетичному дереві послідовності цих зразків так перемішані, що говорити про запропоновані різновиди як природні таксономічні одиниці, мабуть, не варто.

7. *Erysiphe corylacearum* U. Braun & S. Takam. — еризифе ліщинова

Erysiphe corylacearum U. Braun & S. Takam., in Braun, Schlechtendalia 8: 33. 2002.

Мицелій на листках, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, може призводити до деформації листків, утворює переважно сіруваті нечіткі, іноді білі чіткі плями, складається з гіф товщиною до 6,5 мкм. Апресорії лопатеві, інколи цілісні, розташовані переважно по одній, рідше супротивно в парах. Конідіеносці утворюються на верхівці центральної частини материнської клітини або ж вони трохи бічні, прямостоячі, до 120 мкм завд., базальні клітини циліндричні, від прямих до дещо звивистих, довжиною до 50 мкм. Конідії утворюються по одній, бочкоподібні, лимоноподібні, 20–30(–40) × 10–16 мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,3–2,3, проростки більш-менш термінальні, від коротких до довгих, їхні апресорії від цілісних до лопатевих. Хазмотеції розкидані, до зібраних у групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, вдавнені в нижній частині, (70–)80–115 мкм у діаметрі. Клітини перидію багатокутні, округлі, не дуже чіткі, до 20 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 6–14, зрідка до 16, прямі, короткі, дорівнюють 0,6–1,2 діаметра хазмотецію, до 8 мкм завтов. біля основи, несептовані або ж інколи з однією перегородкою в базальній частині, стержні прості, іноді при основі один раз дихотомічно розгалужені, безбарвні або біля основи трохи коричнюваті, на кінцях 3–5 разів щільно і правильно дихотомічно розгалужені, інколи гілочки першого порядку помітно довгі, кінцеві гілочки більш-менш зігнуті. Сумки по 3–7, широкоеліпсоїдні, оберненояйцеподібні, переважно сидячі або на дуже короткій (до 6,5 мкм) ніжці, (40–)45–55(–60) × 30–40(–50) мкм,

(3–)6–8 споріві. Спори еліпсоїдні, яйцеподібні, (14–)17–21(–23) × 10–14,5 мкм, безбарвні.

На видах роду *Corylus* L. (*Corylaceae*). Тип на *C. heterophylla* Fisch. ex Trautv., Японія.

Поширення в Україні. На *Corylus avellana* L. — КЛ, ПЛс (Heluta et al., 2019a; Heluta, Fokshei, 2020).

Загальне поширення. Європа: Білорусь, Італія, Російська Федерація, Румунія, Україна, Швейцарія; Азія: Азербайджан, Грузія, Іран, Китай, Корея, Російська Федерація (Далекий Схід), Туреччина, Японія.

Примітка. *Erysiphe corylacearum* — східноазійський вид, який нещодавно вийшов за межі свого первинного ареалу. У 2013 р. він був зареєстрований в Туреччині (Sezer et al., 2017, 2019), у 2016 р. в Азербайджані (Abasova et al., 2018), у 2017 р. в Ірані (Arzanlou et al., 2018; Khodaparast et al., 2019), у 2018 р. в Грузії (Meparishvili et al., 2019). За останні роки поширився в Європі — Швейцарії (Beenken et al., 2019), Австрії (Voglmaier et al., 2020), Білорусі (Lemeza et al., 2020), Італії (Mezzalama et al., 2020), Румунії (Chinan, Mânzu, 2021; Rosati et al., 2021) та Угорщині (Kalmár et al., 2022). Було відзначено, що в Туреччині ця борошніста роса дуже швидко охопила причорноморський регіон, завдаючи там значної шкоди насадженням ліщини. Подібна картина спостерігається і в Ірані, де виробництву ліщинових горіхів завдані також значні збитки. В Україні гриб уперше знайдено у 2016 р. в Бахчисарайському р-ні Автономної Республіки Крим, а з 2017 р. він реєструється на півночі Краснодарського та Ростовського країв Росії (Bulgakov, 2018). У той же час є кілька повідомлень (Churakov et al., 2014, 2015; Khusein et al., 2014; Karpun et al., 2016) про знахідки, також поза межами первинного ареалу, іншого паразита ліщини — *E. corylicola* U. Braun & S. Takam. Про цей гриб повідомлялося з Туреччини та Російської Федерації (дві знахідки в Ульяновській обл. та інтенсивний розвиток в Адлері Краснодарського краю). Однак, з огляду на те, що цей вид є вузьким ендеміком Японії, його знахідки за межами первинного ареалу слід вважати вкрай малоймовірними. Очевидно, матеріали, на яких базувалися ці повідомлення, були невірно визначені. На жаль, автори не надали жодного опису або ілюстрацій зібраних зразків. Однак м. Адлер знаходиться неподалік від Азербайджану та Туреччини, а відстань від Адлера до Ульяновська не є критичною для поширення борошністоросяних грибів. Тому набагато вірогідніше, що в усіх випадках автори мали справу з *E. corylacearum*, а не з *E. corylicola*. Отже, на великій території ми спостерігаємо інвазію східноазійського борошністоросяного гриба *E. corylacearum*. Оскільки він спочатку не був зареєстрований ні в західній частині України, ні в Західній Європі, ми дійшли висновку, що цей гриб мігрував в Україну зі східного або південно-східного напрямку, очевидно, через Кавказ.

8. *Erysiphe deutziae* (Bunkina) U. Braun & S. Takam. — еризифе дейцієва

Erysiphe deutziae (Bunkina) U. Braun & S. Takam., *Schlechtendalia* 4: 7, 2000

Міцелій двосторонній на листках, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, інколи на плодах, сіруватий, нечіткими плямами, малопомітний, складається з гіф товщиною до 6 мкм. Аapresорії лопатеві, розташовані переважно супротивно в парах. Конідієносці прямі, інколи трохи зігнуті, довжиною до 75 мкм, базальні клітини прямі, інколи дещо зігнуті, до 35 мкм завд. Конідії утворюються по одній, переважно еліпсоїдні, іноді яйцеподібні до бочкоподібних, 25–35(–40) × 16–22 мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,2–2,2, проростки термінальні, від коротких до помірно довгих (до 7 товщин конідії), їхні apresорії переважно лопатеві. Хазмотеції розсіяні або в групах, 70–150 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 25 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 4–16, різні за довжиною, коротші — жорсткі, прямі або зігнуті, довші — мають деяку схильність прямувати в одному напрямку, дорівнюють 1–3(–4) діаметрам хазмотецію, до 11,5 мкм завтов. біля основи, без перегородок або ж до 3-х разів септовані, безбарвні чи біля основи трохи коричнюваті, на кінцях 3–6 разів дихтомічно розгалужені, галуження варіабельні — нещільні, дещо неправильні, первинні гілочки довгі або ж інколи галуження щільні, компактні, правильні, кінцеві гілочки зрілих зразків загнуті. Сумки по 2–6, еліпсоїдні або оберненояйцеподібні, сидячі або на короткій ніжці, 35–55 × 30–50 мкм, 4–8-спорові. Спори еліпсоїдні, до яйцеподібних, 15–24 × 8–15 мкм, безбарвні.

На видах роду *Deutzia* Thunb. (*Hydrangeaceae*). Тип на *Deutzia parviflora* Bunge, Російська Федерація (Далекий Схід).

Поширення в Україні. На *Deutzia scabra* Thunb. — ЦП.

Загальне поширення. Європа: Велика Британія, Німеччина, Польща, Україна, Франція, Швейцарія; Азія: Китай, Корея, Російська Федерація (Далекий Схід), Японія.

Примітка. Цей східноазійський вид занесено в Європу на початку поточного століття, де він поширився в низці країн, не утворюючи плодкових тіл (Volay et al., 2005). Зимую, очевидно, міцелієм у бруньках. В Україні знайдений нами в 2004 р., у Києві, на масиві Південна Борщагівка (Святошинський р-н, вул. Григорови-

ча-Барського, 08.06, 24.06, 28.06.2004). Щорічно трапляється лише в даному локалітеті, хазмотеціїв не утворює. Тому опис виду значною мірою запозичено з монографії У. Брауна та Р. Кука (Braun, Cook, 2012).

9. *Erysiphe divaricata* (Wallr.) Schldtl. — еризифе розчепірена

Erysiphe divaricata (Wallr.) Schldtl., *Fl. berol.* 2: 169. 1824. – *Microsphaera divaricata* (Wallr.) Lév. *Ann. Sci. Nat. sér 3. Bot.* 15: 155 et 381.

Міцелій двосторонній на листках, молодих пагонах, викликає деформацію уражених органів, білий або сіруватий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, тонкий, павутинистий чи павутинисто-борошнистий, складається з гіф товщиною до 7 мкм. Аapresорії лопатеві. Конідієносці прямостоячі, прямі, базальні клітини прямі, до дещо звивистих, до 40 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовженоеліпсоїдні до циліндричних із заокругленими кінцями, (25–)30–40(–42) × 12–18(–20) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,7–2,7. Хазмотеції численні, розсіяні або в невеликих групах, коричнево-чорні, напівкулясті, (70–)80–110(–140) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 25 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 5–12, рідше до 16, гнучкі, не прямі, довгі, дорівнюють 2–7 діаметрам хазмотецію, до 10 мкм завтов. біля основи, без перегородок чи з 1–3 септами в нижній частині, безбарвні або при основі коричнюваті, на кінцях 2–5 разів дихтомічно розгалужені, гілочки першого порядку видовжені, часто викривлені, відходять під кутом біля 180°, кінцеві гілочки загнуті. Сумки нечисленні, по 3–7, широкоеліпсоїдні або яйцеподібні, сидячі або на короткій ніжці, 30–60 × 25–40 мкм, переважно 3–5-спорові, рідше спор 2 або 6. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних, (16–)18–23 × 9–13 мкм, безбарвні.

На *Frangula alnus* Mill. (*Rhamnaceae*). Тип на *F. alnus*, Німеччина.

Поширення в Україні. На *Frangula alnus* Mill. — ГК, ЗК, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, ПБК, ПЗЛС, ПЛс, РЛ, СЗЛС, СРЛ, ХЛс, ЦП (Tranzschel, 1902; Bobyak, 1907; Wróblewski, 1912; Namysłowski, 1914; Kaznovskiy, 1915; Potebnia, 1916; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Garbowski, 1924; Tselle, 1925; Jaczewski, 1927; Hrodzinska, 1928; Lavitska, 1939, 1947; Kharkevych, 1959a, b; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1984, 1989, 1995, 1998a, b, 2000, 2006; Dudka et al., 1997, 2004, 2009a, b, 2019;

Havrylo, 1999b; Kuzub, 2000; Prydiuk, 2000; Heluta et al., 2001, 2007, 2011, 2019b; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Tykhonenko, Heluta, 2011; Kozłowska et al., 2015; Heluta, Anishchenko, 2021).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Данія, Естонія, Італія, Латвія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Російська Федерація, Румунія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Грузія.

10. *Erysiphe elevata* (Burill) U. Braun & S. Takam. — еризифе припіднята

Erysiphe elevata (Burill) U. Braun & S. Takam., *Schlechtendalia* 4: 8. 2000. – *Microsphaera elevata* Burrill, in Bessey, *Bull. Torrey bot. Club* 5: 11. 1874.

Мицелій майже виключно на верхньому боці листової пластинки, білий, округлими плямами, що зливаються в суцільний щільний плівчастий наліт, тонкий, складається з гіф товщиною до 7,5 мкм. Апресорії переважно лопатеві, рідше цілісні, розташовані по одній або ж попарно. Конідієносці утворюються на верхівці центральної частини материнської клітини, прямі, до 105 мкм завд., базальні клітини циліндричні, зігнуті при основі, довжиною до 50 мкм. Конідії утворюються по одній, еліпсоїдні до яйцеподібних, (20–)26–33(–45) × (8–)10–17(–20) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,7–2,7, рідше до 3,1, проростки переважно термінальні, короткі (до 1,5 товщин конідії), їхні апресорії в основному 2–9-лопатеві. Хазмотеції численні, великі на верхньому боці листка, розсіяні або в невеликих групах, чорні або темно-коричневі, напівкулясті, в нижній частині вдавнені, (80–)90–110(–130) мкм у діаметрі. Клітини перидію округлі або кулясті, до 20 мкм у поперечнику. Придатки переважно екваторіальні, по 5–15, до 20, гнучкі, довгі, до 4–5 діаметрів хазмотецію завдовжки, до 11 мкм завтов. біля основи, без перегородки або з єдиною перегородкою в базальній частині, безбарвні, добре диференційовані від мицелію, підносяться над хазмотецієм і дещо переплетені, на кінцях 2–5 разів щільно дихтомічно розгалужені, гілочки першого порядку часто дещо видовжені, кінцеві гілочки зігнуті. Сумки по 4–7, яйцеподібні, сидячі або на короткій ніжці, (35–)42–60 × 30–40 мкм, переважно 3–5-спорові, зрідка спор 6. Спори видовженоеліпсоїдні, видовженояйцеподібні, (15–)19–27(–32) × (9–)13–16 мкм, безбарвні.

На видах родів *Catalpa* Scop. і *Chilopsis* D. Don (*Bignoniaceae*) та *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. (*Myrtaceae*). Тип на *Catalpa bignonioides* Walt.

Поширення в Україні. На *Catalpa bignonioides* Walt. — КрЛс, КрС, ПБК, ПЛС, ЦП (Heluta et al., 2009). На *C. bungei* C.A. Mey. (*C. duclouxii* Dode) — ПЗС (Korytnianska et al., 2010). На *Catalpa* sp. — ЛЛс (Khandyuk, Velychko, 2020; Velychko, 2020).

Загальне поширення. Європа: Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Німеччина, Польща, Румунія, Словаччина, Угорщина, Україна, Франція, Чехія, Чорногорія, Швейцарія; Азія: Таїланд, Туреччина; Північна Америка: Канада, США.

Примітка. Північноамериканський вид, відносно нещодавно інтродукований в Європу, де вперше був зареєстрований у Великій Британії та Угорщині в 2002 р. (Ale-Agha et al., 2004; Cook et al., 2004, 2006; Vajna et al., 2004; Kiss, 2005), а потім поширився на каталпні та її гібридах в інших країнах Європи — Болгарії, Німеччині, Польщі, Румунії, Словаччині, Словенії, Франції, Чехії, Чорногорії, Швейцарії (Millevoj, 2004; Ruszkiewicz-Michalska, Michalski, 2005; Pastirčáková et al., 2006; Denchev, 2008; Muľenko et al., 2010; Chinan, Mânzu, 2018; Latinović et al., 2019), а також був занесений до Азії, в Туреччину (Erper et al., 2018). В Україні постійно реєструється з 2007 р. (Heluta et al., 2009).

11. *Erysiphe ehrenbergii* (Lév.) U. Braun, M. Bradshaw & S. Takam. — еризифе татарськожимолостева

Erysiphe ehrenbergii (Lév.) U. Braun, M. Bradshaw & S. Takam., in Bradshaw, Braun, Götz & Takamatsu, *Fungal Systematics and Evolution* 7: 54. 2021. – *Microsphaera lonicerae* (DC.) G. Winter, Rabenh. Krypt.-Fl., Edn 2 (Leipzig) 1.2: 36. 1884.

Мицелій двосторонній на листках, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, білий або сіруватий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, плівчастий, складається з гіф товщиною до 7 мкм. Апресорії розташовані по одній або супротивно парами, лопатеві, зрідка соскоподібні, до 7 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхівці материнської клітини, прямі, до 80 мкм завд., базальні клітини циліндричні, від прямих до дещо звивистих, до 40 мкм за довжиною. Конідії утворюються по одній, від циліндричних до еліпсоїдних, з дещо обрубаними кінцями, 24–33(–39) × (10–)12–15(–17) мкм, відношення довжини до товщини переважно в межах 1,6–2,6. Хазмотеції численні, розсіяні або в групах на верхньому боці листової пластинки,

розсіяні на нижньому боці, темно-коричневі, напівкулясті, (60–)65–110(–120) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 20 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 5–20, жорсткі, прямі або дугасті, короткі, дорівнюють 1–2,5 діаметра хазмотецію, до 10 мкм завтов. біля основи, без перегородок або з однією септою в базальній частині, інколи септ до 3, безбарвні або при основі коричнюваті, на кінцях 3–5 разів більш-менш компактно дихотомічно розгалужені, гілочки першого порядку короткі, нерідко видовжені, кінцеві гілочки як прямі, так і зігнуті. Сумки по 2–6, інколи до 8, широкоеліпсоїдні чи яйцеподібні, сидячі або на короткій ніжці, 34–50(–60) × (20–)30–40(–48) мкм, переважно 3–5-спорові, зрідка спор 2 або 6. Спори широко еліпсоїдні до яйцеподібних, (14–)17–26 × 9–14(–16) мкм, спочатку трохи забарвлені, зрілі безбарвні.

На видах роду *Lonicera* L. (*Caprifoliaceae*). Тип — ілюстрація Ж. Левейє (Léveillé, 1851; табл. 8, рис. 22); епітип на *L. tatarica* L., Німеччина.

Поширення в Україні. На *Lonicera x americana* (Mill.) K. Koch — ПБК. На *L. fragrantissima* Lindl. & Paxt. — ПБК (Vasiljeva, 1960; Heluta, Isikov, 1991; Heluta, 1999b; Dudka et al., 2004; Bradshaw et al., 2021). На *L. tatarica* L. — ГК, ДЗЛС, ЗК, ЗЛс, КрЛс, КрС, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, МП, ПБК, ПЗЛС, ПЗС, ПЛс, ПП, СЗЛС, ХЛс, ЦП (Varlikh, 1896; Potebnia, 1907, 1916; Trebu, 1913; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Garbowski, 1924; Tselle, 1925; Jaczewski, 1927; Lavitska, 1939; Zerova, 1948; Radziyevskiy, 1952; Morochkovskiy, 1953b; Kharkevych, 1959a, b; Bukhalo, 1961a; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Isikov, 1977; Heluta et al., 1987, 1992, 2016a, 2019b; Heluta, 1989, 1995, 1999a, 1999b, 2000, 2005, 2006; Tkachenko et al., 1998; Dudka et al., 2004, 2009a; Dzhagan et al., 2008; Korytnianska et al., 2010, 2012, 2014a; Prosyannikova et al., 2019). На *Lonicera* spp. — КЛ, ЛЗЛС, ЛЛс, ПБК, ПЗС (Jaczewski, 1927; Heluta, Isikov, 1991; Heluta, 1999b; Dudka et al., 2004, 2019; Koroliova, Dmytruk, 2013; Isikov, 2014; Prylutskiy et al., 2017).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Естонія, Іспанія, Латвія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція;

Азія: Вірменія, Казахстан, Киргизстан, Китай, Російська Федерація (Далекий Схід, Зах. Сибір), Таджикистан, Туркменістан, Узбекистан, Японія; Північна Америка: Канада, США.

Примітка. Нещодавно було здійснене молекулярно-філогенетичне дослідження комплексу видів роду *Erysiphe*, які паразитують на рослинах роду *Lonicera* (Bradshaw et al., 2021). У результаті доведено, що даний комплекс налічує щонайменше 8 видів. При цьому виявилось, що борошністоросяний грибок, поширений в Європі на *Lonicera tatarica* і який раніше розглядався як *Erysiphe loniceriae* DC. або *Microsphaera loniceriae* (DC.) G. Winter, має називатися *E. ehrenbergii*, а *E. loniceriae* s. str. уражує інші види роду, зокрема *L. japonica* Thunb. Для *E. ehrenbergii* автори наводять 9 видів рослин-живителів, однак основним є *L. tatarica*. Серед них згадані також і *L. nigra* та *L. xylosteum*, однак в Україні вони уражуються зовсім іншим грибом — *E. magnusii*, який відрізняється від *E. ehrenbergii* дещо меншими плодовими тілами та довгими гнучкими придатками. Додамо, що в Україні *E. loniceriae* s. l. один раз наводилася на *L. japonica* (Korytnianska et al., 2010). Ми не бачили відповідного зразка і відносимо це повідомлення до сумнівних.

12. *Erysiphe euonymi* DC. — еризифе бруслинова

Erysiphe euonymi DC., Fl. franç., Edn 3 (Paris) 5/6: 105. 1815. – *Microsphaera euonymi* (DC.) Sacc., Syll. fung. (Abellini) 1: 11. 1882. – *Trichocladia euonymi* (DC.) Neger, Krypt.-Fl. Brandenburg (Leipzig) 7(1): 124. 1905.

Міцелій двосторонній на листках, білий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, тонкий, спочатку борошністий, пізніше павутинистий, складається з гіф товщиною до 7 мкм. Аapresорії по одній або супротивно парами, більш-менш лопатеві, до 8 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхівці або дещо збоку центральної частини материнської клітини, або ж зміщені до її краю, прямостоячі, базальні клітини циліндричні, переважно викривлені, до звивистих, рідше майже прямі, до 30 мкм за довжиною. Конідії утворюються по одній, видовженоеліпсоїдні до циліндричних з заокругленими кінцями, (28–)33–38(–40) × (10–)13–18 мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,9–2,9. Хазмотеції численні, переважно розсіяні, темно-коричневі, напівкулясті, (80–)90–115(–138) мкм у діаметрі, часто сплітаються придатками й утворюють кірочки. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 20 мкм у поперечнику. Придатки від екваторіальних до

майже апікальних, по 5–15, до 20, трохи звисті, дуже довгі (до 1000 мкм), піднімаються від плодового тіла і йдуть в одному напрямку, до 7,5 мкм завтов. біля основи, без перегородок, безбарвні або інколи при основі коричнюваті, на кінцях 3–6 разів нещільно дихтомічно розгалужені, гілочки першого порядку видовжені, кінцеві гілочки прямі, не зігнуті. Сумки по 4–10, інколи до 12, широкоеліпсоїдні або яйцеподібні, сидячі або на короткій ніжці, (40–)50–60(–68) × 25–40 мкм, 3–4-спорові, зрідка спор 5. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних, (18–)20–25(–27) × 10–15 мкм, безбарвні.

На видах роду *Euonymus* L. (*Celastraceae*). Тип на *Euonymus europaeus* L., Франція.

Поширення в Україні. На *Euonymus europaeus* L. — ВЛс, ГК, ДЗЛС, ЗК, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, МП, ПЗЛС, ПЗС, ПКЛ, ПЛс, РЛ, СЗЛС, ХЛс, ЦП (Léveillé, 1842; Sredinskiy, 1873; Krupa, 1888, 1889; Isachenko, 1896; Vobnyak, 1907; Potebnia, 1907; Raciborski, 1910; Wróblewski, 1912, 1913; Trebu, 1913; Kaznovskiy, 1915; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Garbowski, 1922; Tselle, 1925; Jaczewski, 1927; Lavitska, 1939, 1949, 1966; Isayeva, 1952; Radziyevskiy, 1952; Morochkovskiy, 1953a; Kharkevych, 1959a, b; Bukhalo, 1961a, b; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Grebenchuk, Sherstniuk, 1975; Koretskyi, 1979; Heluta et al., 1987, 1992, 2016a, 2019b; Heluta, 1989, 1995, 1998b, 1999a, 2000, 2005, 2006; Tykhonenko et al., 1994; Solomakhina, Prudenko, 1998; Tkachenko et al., 1998; Havrylo, 1999b; Prydiuk, 2000; Dudka et al., 2004, 2009a, 2019b; Dzhagan et al., 2008; Korytnianska et al., 2010, 2014a; Korytnianska, Popova, 2012, 2015; Kozłowska et al., 2015; Prylutskiy et al., 2017; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020; Heluta, Anishchenko, 2021). На *E. latifolius* (L.) Mill. — ГК, ПБК (Kuzub, 2000; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020). На *E. odessanus* Klokov — ЛЗС (Heluta et al., 2007, 2010; Dudka et al., 2009a).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Данія, Естонія, Італія, Латвія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Румунія, Російська Федерація, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Азербайджан, Вірменія, Грузія, Російська Федерація (Західний Сибір), Туреччина; Північна Америка: США.

Примітка. *Erysiphe euonymi* наводився також на чужоземних близько споріднених видах *Euonymus bunge-*

anus Maxim. та *E. maackii* Rupr. (Korytnianska et al., 2010), що вирощуються в ботанічному саду Одеського національного університету. На жаль, зразків ми не бачили. Не виключено, що ці рослини були уражені іншим грибом — *E. euonymicola* U. Braun.

13. *Erysiphe euonymicola* U. Braun — еризифе японськобруслинова

Erysiphe euonymicola U. Braun in U. Braun & R.T.A. Cook, Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews): 461. 2012. — *Microsphaera euonymi-japonici* auct.

Мицелій двосторонній на листках, стеблах і суцвіттях, білий, чіткими плямами, що зливаються в суцільний щільний наліт, борошнистий, складається з гіф товщиною до 6 мкм. Апресорії по одній або супротивно парами, лопатеві чи багатолопатеві, до 8 мкм у поперечнику. Конідіеносці утворюються на верхівці або дещо збоку центральної частини материнської клітини, прямостоячі, до 90 мкм заввиш., базальні клітини циліндричні, від прямих до помірно викривлених, до 50 мкм завд. Конідії утворюються по одній, еліпсоїдні до циліндричних з заокругленими кінцями, (20–)25–40(–45) × (9–)12–18(–20) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,8–2,8, проростки майже термінальні або термінальні, середньої довжини (до 3,5 товщин конідії), їхні апресорії цілісні або 2–7-лопатеві. Хазмотеції переважно на верхньому боці листової пластинки, занурені в щільне мицеліальне сплетіння, розсіяні або в групах, напівкулясті, 70–100 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні до майже лабіринтоподібних, до 25 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, нечисленні, по 4–8, прямі до зігнутих, дорівнюють 1,0–1,3(–1,5) діаметрам хазмотецію за довжиною, до 10 мкм завтов. біля основи, неспотовані або ж інколи з однією базальною перегородкою, безбарвні, на кінцях 4–6 разів щільно правильно дихтомічно розгалужені, кінцеві гілочки зігнуті. Сумки по 3–6, широкоеліпсоїдні або яйцеподібні, до майже кулястих, сидячі чи на короткій ніжці, 40–60 × 35–50 мкм, (4–)5–7(–8)-спорові. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних, 15–23 × (8–)10 × 13(–15) мкм, безбарвні.

На видах роду *Euonymus* L. (*Celastraceae*). Тип на *E. japonicus* Thunb., Франція.

Поширення в Україні. На *Euonymus japonicus* Thunb. (лише анаморфа) — ПБК, ЗК, ЛЗЛС,

ПЛс, ХЛс (Potebnia, 1916; Girzitska, 1926; Lavitska, 1947; Vasiljeva, 1960; Bakayeva et al., 1984; Heluta, 1989; Heluta, Isikov, 1991; Heluta, 1999b; Dudka et al., 2004; Prylutskyi et al., 2017). На *E. taackii* Rupr. (лише анаморфа) — ПБК (Dudka et al., 2004).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Велика Британія, Греція, Данія, Ірландія, Іспанія, Італія, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Франція, Чехія; Азія: Вірменія, Грузія, Ізраїль, Індія, Іран, Йорданія, Казахстан, Киргизстан, Китай, Корея, Ліван, Непал, Пакистан, Саудівська Аравія, Таджикистан, Туреччина, Узбекистан, Шрі-Ланка, Японія; Африка: Ефіопія, Канарські о-ви, Лівія, Малаві, Марокко, Мозамбік, Судан, Танзанія, Уганда; Північна Америка: країни Вест-Індії, Канада, США; Південна Америка: Аргентина, Бразилія, Венесуела, Колумбія, Уругвай, Чилі); Австралія й Океанія: Австралія, Нова Зеландія.

Примітка. Гриб поширений скрізь у світі, де культивуються його рослини-живителі, походить з Азії (Braun, Cook, 2012). Трапляється переважно на стадії анаморфи. В Україні головним чином на типовому господарі, який є інтродукованим декоративним видом, що культивується в ботанічних садах. Зареєстрований у нас лише на стадії анаморфи, тому опис телеоморфи запозичено з монографії У. Брауна та Р. Кука (Braun, Cook, 2012).

14. *Erysiphe friesii* (Lév.) U. Braun & S. Takam. — еризифе Фриза

Erysiphe friesii (Lév.) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 8. 2000. — *Microsphaera friesii* Lév., Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 3, 15: 155 & 381. 1851. — *Microsphaera penicillata* f. *ramni-cathartici* Jacz., Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Leninograd): 360. 1927.

Мицелій двосторонній на листках, значно ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, білий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, складається з гіф товщиною до 7,5 мкм. Апресорії лопатеві, розташовані по одній, інколи супротивно в парах. Конідиеносці утворюються на верхівці центральної частини материнської клітини, прямостоячі, до 85 мкм завд., базальні клітини прямі до зігнутих, інколи звивисті, до 35 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовженоеліпсоїдні до майже циліндричних, (25–)30–40 × (10–)15–19 мкм, відношення довжини до товщини в

межах 1,6–2,6. Хазмотеції не дуже численні, по обидва боки листової пластинки, переважно розсіяні, темно-коричневі, напівкулясті, (60–)70–110(–120) мкм у діаметрі. Клітини перидію нечіткі, неправильно багатокутні, до 20 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, нечисленні, по 5–12, прямі або дещо дугоподібно зігнуті догори, короткі, дорівнюють 1,0–1,6 діаметра хазмотецію, інколи до 2-х діаметрів, до 10,5 мкм завтов. біля основи, несептовані чи з однією перегородкою, безбарвні або біля основи трохи коричнюваті, на кінцях 3–5 разів правильно і щільно дихтомічно розгалужені, кінцеві гілочки зігнуті. Сумки по 3–8, широкоеліпсоїдні чи обернено яйцеподібні, на короткій ніжці, 40–60 × 30–35(–45) мкм, 4-спорові, зрідка спор 2–3 або 5. Спори еліпсоїдні до дещо яйцеподібних, 15–21(–24) × (8,5–)11–15(–17) мкм, безбарвні.

На видах роду *Rhamnus* L. (*Rhamnaceae*). Тип на *R. cathartica* L. — ілюстрація Ж. Левейє (Léveillé, 1851; табл. 8, рис. 94).

Поширення в Україні. На *Rhamnus alnifolia* L'Hér. — ПЛс. На *R. cathartica* L. — ЗЛс, ЗП, КрЛс, ЛЗЛс, ЛЗс, ЛЛс, ПЗЛс, ПЗс, ПЛс, РЛ, СЗЛс, ХЛс (Isachenko, 1896; Jaczewski, 1927; Morochkovskiy et al., 1969; Grebenchuk, Sherstniuk, 1975; Koretskyi, 1979; Heluta, 1989, 1998b, 1999a, 2006; Heluta et al., 1987, 2001, 2007, 2010; Tkachenko et al., 1998; Prydiuk, 2000; Dzhanan et al., 2008; Dudka et al., 2009a; Gorkovenko, Prosyannikova, 2014; Korytnianska et al., 2014a, b; Korytnianska, Popova, 2015; Kozłowska et al., 2015; Heluta, Tykhonenko, 2017; Prosyannikova et al., 2019; Heluta, Anishchenko, 2021). На *R. parviflora* J.G. Klein ex Willd. — ПЛс.

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Велика Британія, Данія, Естонія, Литва, Італія, Литва, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Вірменія, Грузія, Казахстан, Китай, Корея, Російська Федерація (Далекий Схід).

15. *Erysiphe gorlenkoi* (F.T. Chien) Giril. & Gulis — еризифе Горленка

Erysiphe gorlenkoi (F.T. Chien) Giril. & Gulis, in Girilovich, Gulis, Khramtsov & Poliksenova, Mikol. Fitopatol. 39(4): 26. 2005. — *Microsphaera gorlenkoi* F.T. Chien, Mikol. Fitopatol. 9(3): 255. 1975.

Міцелій на листках, сіруватий, тонкий, павутинистий. Хазмотеції не дуже численні, розсіяні, напівкулясті, 120–140 мкм у діаметрі. Придатки екваторіальні, порівняно численні, по 20–22, прямі, жорсткі, коротші за діаметр хазмотецію (86–116 мкм), на кінцях правильно та щільно дихтомічно розгалужені. Сумки широкоеліпсоїдні, 60–70 × 40–50 мкм, 8-спорові. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, 17–21 × 9–12 мкм.

На видах роду *Daphne* L. (*Thymelaeaceae*). Тип на *Daphne* sp., Російська Федерація.

Поширення в Україні. На *Daphne mezereum* L. — ПЛс (Heluta, 1989).

Загальне поширення. Європа: Білорусь, Російська Федерація, Україна.

Примітка. Вид зібрано нами лише один раз, на території Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. Ураження було незначним, однак на листках ми виявили не зовсім зрілі плодові тіла, які мали придатки з дихтомічно розгалуженими верхівками. У Браун та Р. Кук (Braun, Cook, 2012) вважають цей вид сумнівним і що його опис цілком співпадає з характеристиками *Erysiphe alphitoides*. Автори припускають, що види *Daphne* випадково можуть уражатися цим грибом. Таку думку варто вважати цілком слушною, оскільки *E. alphitoides*, крім своїх основних рослин-жителів з родини *Fagaceae*, зареєстрований на представниках *Anacardiaceae* та *Hippocastanaceae* і, можливо, *Onagraceae* (Bereczky et al., 2015; Desprez-Loustau et al., 2017). У будь-якому разі, потрібно продовжити пошук борошнисторосних грибів на видах роду *Daphne* з метою подальшого їхнього морфологічного та молекулярно-філогенетичного дослідження.

16. *Erysiphe grossulariae* (Wallr.) de Bary — еризифе агурова

Erysiphe grossulariae (Wallr.) de Bary, Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 7: 396. 1870. — *Microsphaera grossulariae* (Wallr.) Lévl. Ann. Sci. Nat. sér. 3. Bot. 15: 160 et 381. 1851.

Міцелій на листках, двосторонній, однак значно ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, сіруватий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, борошнисто-павутинистий. Апресорії лопатеві. Конідіеносці прямостоячі, прямі, базальні клітини циліндричні. Конідії утворюються по одній, видовженоеліпсоїдні до майже циліндричних, (20–)23–33(–35) × 11–17(–19) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,2–2,2. Хазмотеції нечисленні, переважно розсіяні або зібрані в нечіткі групи, темно-коричневі, до

майже чорних, напівкулясті, 75–105(–130) мкм у діаметрі. Клітини перидію чіткі, неправильно багатокутні, до 25 мкм у поперечнику. Придатки переважно екваторіальні, з деяким зміщенням до верхньої частини плодового тіла, по 6–15, до 20, більш-менш прямі, піднімаються вгору, в результаті чого віночок, утворений їхніми дихтомічно розгалуженими апікальними частинами, розташований переважно вище верхівки плодового тіла, за довжиною дорівнюють 1–2(–3) діаметрам хазмотецію, до 10 мкм завтов. біля основи, без перегородок або ж до 2-х разів септовані в нижній частині, безбарвні чи біля основи трохи коричнюваті, на кінцях до 6 разів щільно і правильно дихтомічно розгалужені, усі гілочки короткі, кінцеві прямі. Сумки по 3–10, широкоеліпсоїдні або яйцеподібні, на короткій ніжці, (45–)50–65 × 30–40 мкм, 3–4-спорові, зрідка спор 2 або 5–6. Спори видовженоеліпсоїдні, до дещо яйцеподібних чи напівкулястих, (18–)20–28(–33) × (9–)11–16(–18) мкм, безбарвні.

На видах родів *Grossularia* Mill. і *Ribes* L. (*Grossulariaceae*). Тип на *Grossularia reclinata* (L.) Mill. (*Ribes uva-crispa* L.). Збудник європейської борошнистої роси агрусу, інколи смородини. Трапляється зрідка, тому помітної шкоди не завдає.

Поширення в Україні. На *Grossularia reclinata* (L.) Mill. — ЗК, ЗЛс, ЗУЛ, КЛ, КрЛс, ЛЛс, МП, ПЛс, ХЛс, ЦП (Крупа, 1889; Bobyak, 1907; Potebnia, 1907, 1916; Raciborski, 1910; Jaczewski, 1912, 1927; Tselle, 1925; Girzitska, 1926; Bohovyk, 1962; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, Gorlenko, 1981; Heluta, 1989, 1995; Dudka et al., 2004, 2019b; Heluta et al., 2018). На *Ribes rubrum* L. — ЗП, КрЛс, ПЛс (Heluta, 1989; Heluta, Anishchenko, 2021; Hleb et al., 2023).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Данія, Естонія, Італія, Латвія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Грузія, Казахстан, Російська Федерація (Східний Сибір), Туреччина; Північна Америка: Канада, США.

17. *Erysiphe guarinonii* (Briosi & Cavara) U. Braun & S. Takam. — еризифе бобчукова

Erysiphe guarinonii (Briosi & Cavara) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 9. 2000. — *Microsphaera guarinonii* Briosi & Cavara, Funghi Paras.

Piante Colt. Utili Ess. 172. 1892 et Hedwigia 31: 142. 1892. – *Erysiphe baptisiae* U. Braun & J. Kruse, in Braun, Kruse, Wolcan & Murace, Mycotaxon 112: 176. 2010.

Міцелій на листках, двосторонній, сіруватий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, складається з гіф до 7 мкм завтов. Апресорії по одній, лопатеві, до 7 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхівці центральної частини материнської клітини або трохи збоку, прямостоячі, прямі, до 80 мкм завд., базальні клітини циліндричні, від прямих до зігнутих або навіть звивистих, до 30 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовжено-еліпсоїдні до майже бочкоподібних, (22–)35–40 × 12–16 мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,5–2,5. Хазмотеції численні, розсіяні або зібрані в нечіткі групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, 80–120(–170) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки переважно екваторіальні, горизонтальні, по 6–15, до 20, гнучкі, прямі, зігнуті, до покручених, за довжиною дорівнюють 4–10 діаметрам хазмотецію, до 8 мкм завтов. біля основи, без перегородок, безбарвні, на кінцях прості або ж 1–2 рази дихтомічно розгалужені, кінцеві гілочки прямі до трохи зігнутих. Сумки по 3–8, до 10, оберненояйцеподібні, на короткій ніжці, 45–70 × 25–35(–50) мкм, 3–5-спорові. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, 14–25 × 10–14 мкм, безбарвні.

На видах родів *Baptisia* Vent., *Chamaecytisus* Link і *Laburnum* Medik., можливо, ще на *Cytisus* Desf., *Genista* L. та *Sarothamnus* Wimm. (*Fabaceae*). Тип на *Laburnum anagyroides* Medik., Італія.

Поширення в Україні. На *Baptisia australis* R. Br. — ПЛс. На *Laburnum anagyroides* Medik. — ПЛс (Heluta, 1989).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Данія, Німеччина, Польща, Румунія, Україна, Швейцарія, країни Середземномор'я.

Примітка. На основі європейських зразків борошнесторосяного гриба, виявленого на *Baptisia australis*, описано окремий вид *Erysiphe baptisiae* (Braun et al., 2010). Однак пізніше було показано, що всі ознаки цього гриба вкладаються в характеристики вже відомого на той час *E. guarinonii*, зареєстрованого на представниках кількох родів родини *Fabaceae*. До того ж, молекулярні дослідження засвідчили генетичну спорідненість цих матеріалів, у результаті *E. baptisiae* було віднесено в синоніми до *E. guarinonii* (Bradshaw et al., 2020a).

В Україні вид знайдено лише двічі — студентами Київського національного університету імені Тараса Шевченка (Перегон, Потаєнко, ініціали на зразку не вказані, 12.08.1976) на *L. anagyroides* у Києві, у Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка (зразок мав незрілі плодові тіла, тому був неправильно ідентифікований як *E. trifolii*) та автором, разом з аспіранткою С.О. Войтюк, на *B. australis*, у тому самому ботанічному саду, 04.10.2007.

18. *Erysiphe hyperici* (Wallr.) S. Blumer — еризифе звиробоева

Erysiphe hyperici (Wallr.) S. Blumer, Beitr. Kryptofl. Schweiz 7(1): 206. 1933. – *Erysiphe communis* f. *hyperici* Bret. in Jaczewski, Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Leningrad): 247. 1927.

Міцелій двосторонній на листках, на стеблах, білий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, добре розвинений, павутинистий до борошнистого, гіфи до 10 мкм завтов. Конідієносці утворюються на верхньому боці материнської клітини, прямостоячі, прямі, базальні клітини циліндричні, прямі, до 35 мкм завд. Конідії утворюються по одній, переважно циліндричні або дещо видовжено-еліпсоїдні, (27–)30–38(–45) × (12–)15–18(–20) мкм, відношення довжини до ширини в межах 1,6–2,6. Хазмотеції нечисленні, переважно розкидані, коричнево-чорні, напівкулясті, (80–)85–140 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, нечіткі, до 25 мкм у поперечнику. Придатки від базальних до майже екваторіальних, численні, до 30, дещо диференційовані від міцелію, більш-менш прямі, до трохи звивистих, дугоподібні при основі, довгі, дорівнюють 3–8 діаметрам хазмотецію, до 9 мкм завтов., прості, інколи на кінцях 1–2 рази дихтомічно розгалужені, переважно несептовані, безбарвні або коричнюваті при основі. Сумки по (3–)5–8(–10), еліпсоїдні, широкоеліпсоїдні, оберненояйцеподібні, на короткій ніжці або сидячі, (45–)50–70(–75) × 30–45(–50) мкм, 3–4-спорові, зрідка спор 2 або 5. Спори еліпсоїдні або яйцеподібні, (18–)20–22(–24) × 10–15(–18) мкм, безбарвні.

На видах роду *Hypericum* L. (*Hypericaceae*). Тип на *H. hirsutum* L., Німеччина.

Поширення в Україні. На *Hypericum alpigenum* Kit. — КЛ (Chmielewski, 1910; Morochkovskiy et al., 1969; Dudka et al., 2019). На *H. canariense* L. — ПЛс (Heluta, 1989). На *H. hirsutum* L. — ЗЛс, ПЛс, ХЛс (Lavitska, 1949;

Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 2006; Solomakhina, Prudenko, 1998; Dzhagan et al., 2008; Heluta et al., 2016a). На *H. maculatum* Crantz — КЛ (Dudka et al., 1997; Heluta, 1998a; Heluta et al., 2011, 2018; Tykhonenko, Heluta, 2011; Dudka et al., 2019). На *H. perforatum* L. — ЗК, ЗП, ЗУЛ, КЛ, ЛЛс, ЛП, ПБК, ПЛс, ХЛс, ЦП (Bobyak, 1907; Namysłowski, 1910; Lavitska, 1939; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 1995, 1998a, 2006; Dudka et al., 1997, 2019; Havrylo, 1999b; Dzhagan et al., 2008; Heluta, Anishchenko, 2021; Hleb et al., 2023). На *H. tetrapterum* Fr. — ЗК, ЗУЛ, КЛ, МП, РЛ (Krupa, 1888; Chmielewski, 1910; Namysłowski, 1914; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 1998a, b; Dudka et al., 1997, 2019; Kozłowska et al., 2015).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Данія, Естонія, Іспанія, Італія, Латвія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Румунія, Сербія, Словаччина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Азербайджан, Вірменія, Грузія, Іран, Казахстан, Китай, Російська Федерація (Зах. Сибір), Узбекистан; Північна Америка: Канада, США.

Примітка. Послідовності ITS та 28S ділянок ДНК *Erysiphe hyperici* свідчать, що цей вид разом із *E. baemleri*, *E. euonymi* та *E. trifoliorum* належить до клади *E. trifoliorum* (Bradshaw et al., 2022). Для перелічених видів характерні довгі придатки з простими чи більш-менш дихотомічно розгалуженими, примітивно сформованими верхівками.

19. *Erysiphe hypophylla* (Nevod.) U. Braun & Cunnignt. — еризифе нижньоповерхнева

Erysiphe hypophylla (Nevod.) U. Braun & Cunnignt., in Braun, Cunnignton, Brielmaier-Liebetanz, Alé-Agha & Heluta, Schlechtendalia 10: 92. 2003. — *Microsphaera hypophylla* Nevod., Griby SSSR 1: 4. 1952.

Мицелій двосторонній на листках або лише на нижньому боці листкової пластинки, не призводить до деформації листків, сіруватий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, тонкий, складається з гіф товщиною до 6 мкм. Аapresорії багатолопатевої, розташовані по одній або супротивно в парах, до 10 мкм у поперечнику. Анаморфа розвивається слабо, конідиеносці до 110 мкм завд., базальні клітини циліндричні, від прямих до покручених,

довжиною до 60 мкм. Конідії утворюються по одній, видовжено-еліпсоїдні або циліндричні з заокругленими кінцями, 30–45(–65) × 10–19 мкм, відношення довжини до товщини в межах 2,3–3,3, проростки короткі, їхні apresорії від майже цілісних до розсічених на лопаті. Хазмотеції численні, переважно на нижньому боці листкової пластинки, більш-менш розсіяні, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, (70–)80–145(–155) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 5–20, зрідка до 30, прямі, жорсткі, короткі, дорівнюють 0,75–1,5 діаметрам хазмотецію, інколи до 2-х діаметрів, до 11 мкм завтов. біля основи, несептовані або ж з однією базальною перегородкою, безбарвні чи біля основи трохи коричнюваті, на кінцях 4–6(–8) разів правильно дихотомічно, переважно компактно розгалужені, кінцеві гілочки зігнуті. Сумки по 4–12, еліпсоїдні чи оберненояйцеподібні, на короткій ніжці, рідше без неї, (40–)50(–70)–80 × 25–55 мкм, (4–)6–8-спорові. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, (13–)18–25(–30) × (6–)9–15 мкм, безбарвні.

На видах роду *Quercus* L. (*Fagaceae*), може інколи інфікувати представників інших родин — наводився зі Швейцарії на видах роду *Raeonia* L. (*Raeoniaceae*) (Volay, 2001, 2005; Takamatsu et al. 2006). Тип на *Quercus robur* L., Російська Федерація.

Поширення в Україні. На *Quercus macranthera* Fisch. & C.A. Mey. ex Hohen. — ПЛс. На *Q. robur* L. — ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, ЛЗС, ЛП, ПЗЛС, ПЗС, ПЛс, ЦП (Heluta et al., 2007, 2016, 2019b; Holubtsova, 2008b; Dudka et al., 2009a, 2019; Korytnianska et al., 2012, 2014a, b; Korytnianska, Popova, 2015; Heluta, Anishchenko, 2021).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Греція, Данія, Естонія, Італія, Німеччина, Польща, Румунія, Сербія, Україна, Чехія, Швейцарія; Азія: Казахстан, Китай, Узбекистан, Японія; Австралія й Океанія: Нова Зеландія.

Примітка. Довгий час даний вид не визнавався, навіть у деяких працях (Speer, 1973; Záhorovská, 1986) доводилося, що *E. hypophylla* є синонімом до *E. alphitoides*. Однак у результаті молекулярно-філогенетичних досліджень було показано, що це різні види, і що листя дуба може ними уражуватися одночасно. Відрізняються вони і морфологічно, насамперед характеристиками анаморфи: *E. hypophylla* має майже удвічі коротші коні-

дієносці, довші і не прямі, а звивисті базальні клітини конідиєносців, довші і значно витягнутіші конідії (Takamatsu et al., 2007). Точно оцінити ареал виду неможливо через змішування обох видів у мікофлористичних працях.

20. *Erysiphe magnifica* (U. Braun) U. Braun & S. Takam. — еризифе прекрасна

Erysiphe magnifica (U. Braun) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 10. 2000. – *Microsphaera magnifica* U. Braun, Mycotaxon 16(2): 418. 1983.

Мицелій на листках, двосторонній, сіруватий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт, складається з гіф до 7 мкм завтов. Апресорії від соскоподібних до багатолопатемих, розташовані переважно по одній, рідше супротивно парами, до 8 мкм у поперечнику. Конідиєносці утворюються на верхньому боці материнської клітини, прямостоячі, прямі, до 100 мкм завд., базальні клітини циліндричні, прямі, інколи трохи викривлені або звивисті, до 40 мкм завд. Конідії утворюються по одній, еліпсоїдні, яйцеподібні, до бочкоподібних, 20–38(–42) × 10–22 мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,5–2,5, проростки майже термінальні, різної довжини, від коротких до помірно довгих, їхні апресорії цілісні або лопатеві. Хазмотеції численні, переважно розсіяні або зібрані в нечіткі групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, (75–)90–145 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 25 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 5–15, до 20, більш-менш прямі, за довжиною дорівнюють 1–1,5 діаметрам хазмотецію, до 15 мкм завтов. біля основи, несептовані або ж з однією перегородкою в базальній частині, безбарвні чи біля основи трохи коричнюваті, на кінцях до 7 разів переважно щільно, правильно дихтомічно розгалужені, нерідко гілочки першого та другого порядків можуть бути дещо видовженими, тоді закінчення придатка менш компактне, інколи глибоко розділене на дві частини, кінцеві гілочки загнуті. Сумки по 2–10, широкоеліпсоїдні або яйцеподібні, на короткій ніжці, 45–75 × 30–40(–55) мкм, 4–6-спорові, рідше спор 2–3 або 7–8. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, (16–)20–28(–33) × (7,5–)9–15 мкм, безбарвні.

На видах роду *Magnolia* s. l. (*Magnoliaceae*) та *Nelumbo nucifera* Gaertn. (*Nelumbonaceae*). Тип на *Magnolia acuminata* L., США.

Поширення в Україні. На *Magnolia ashei* Wetherby, *M. kobus* DC., *M. liliiflora* Desr., *M. loebneri* Kache, *M. obovata* Thunb., *M. salicifolia* (Sieb. & Zucc.) Maxim., *M. sieboldii* K. Koch, *M. × soulangiana* Soul.-Bod., *M. sprengeri* Pamp., *M. stellata* (Siebold & Zucc.) Maxim. та *M. tripetala* L. — ПЛс (Palahecha, Chumak, 2011).

Загальне поширення. Європа: Велика Британія, Німеччина, Словаччина, Україна, Швейцарія; Азія: Іран, Китай, Японія; Північна Америка: США; Південна Америка: Аргентина.

Примітка. *Erysiphe magnifica*, живителями якої є різні види магнолії, поза межами її природного ареалу здатна вражати також і лотос (*Nelumbo nucifera*), що було доведено як результатами морфологічного порівняння, так і молекулярно-філогенетичного аналізу (Braun et al., 2006; Kirschner, 2010). Цей східноазійсько-північноамериканський вид було занесено в Західну Європу (Braun et al., 2006, 2009), звідки він поширився на схід (Palahecha, Chumak, 2011; Ondrušková et al., 2014) і відомий вже не тільки в Україні, а з 2017 р. навіть в Азії, в Ірані (Khodaparast et al., 2019). Крім *E. magnifica*, магнолія поза межами України може уражатися ще трьома видами секції *Microsphaera* роду *Erysiphe* — *E. bulbosa* (U. Braun) U. Braun & S. Takam., *E. magnoliae* (Sawada) U. Braun & S. Takam. та *E. magnoliicola* S.E. Cho, S. Takam. & H.D. Shin. Результати порівняльного їхнього вивчення та ключ для визначення можна знайти в статті С. Чо зі співавторами (Cho et al., 2014).

21. *Erysiphe magnusii* (S. Blumer) U. Braun & S. Takam. — еризифе Магнуса

Erysiphe magnusii (S. Blumer) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 10. 2000. – *Microsphaera magnusii* S. Blumer, Beitr. Krypt.-Fl. Schweiz 7(1): 299. 1933.

Мицелій двосторонній на листках, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, тонкий, сіруватий, розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний наліт. Анаморфа майже не розвивається. Конідії утворюються по одній, 20–30 × 10–18 мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,4–2,4. Хазмотеції не дуже численні, по обидва боки листової пластинки, переважно розсіяні, темно-коричневі, напівкулясті, порівняно дрібні, 60–100 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні або округлі, до 20 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, нечисленні, по 5–12, до 15, довгі і гнучкі, дорівнюють 3–10 діаметра хазмотецію, інколи коротші, до 10 мкм завтов. біля основи, несептовані або з 1–2 перегородками, безбарвні чи біля основи

трохи коричнюваті, на кінцях 3–5 разів не дуже правильно і не дуже щільно дихтомічно розгалужені, гілочки першого порядку часто видовжені і зігнуті, кінцеві гілочки загнуті, до майже закручених. Сумки по 2–7, широкоеліпсоїдні або оберненояйцеподібні, до напівкулястих, сидячі або на короткій ніжці, 35–55 × (25–)30–45 мкм, 4–5-спорові, зрідка спор 3 або 6. Спори еліпсоїдні до дещо яйцеподібних, 15–26 × 10–14 мкм, безбарвні.

На видах роду *Lonicera* L. (*Caprifoliaceae*). Тип на *L. nigra* L., Швейцарія.

Поширення в Україні. На *Lonicera nigra* L. — КЛ (Marchenko, 1963, 1974b; Heluta et al., 2011, 2018; Tykhonenko, Heluta, 2011; Dudka et al., 2019). На *L. xylosteum* L. — КЛ (Dudka et al., 2019).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Болгарія, Естонія, Іспанія, Італія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Словаччина, Угорщина, Україна, Чехія, Фінляндія, Франція, Швейцарія, Швеція, кол. Югославія; Азія: Вірменія, Казахстан, Російська Федерація (Далекий Схід).

Примітка. Доволі рідкісний вид у світі, в Україні трапляється лише в гірських районах Карпат.

22. *Erysiphe ornata* (U. Braun) U. Braun & S. Takam. — еризифе прикрашена

Erysiphe ornata (U. Braun) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 12. 2000. – *Microsphaera ornata* U. Braun, Mycotaxon 14: 370. 1982.

22a. var. *ornata*

Міцелій на листках, двосторонній, білий або сіруватий, тонкий, часто малопомітний. Аперсорії дещо лопатеві до багатолопатевих, розташовані переважно по одній. Конідіеносці до 100 мкм завд., базальні клітини прямі, інколи трохи викривлені або звивисті. Конідії утворюються по одній, від циліндричних до бочкоподібних, 30–38(–40) × 12–16 мкм, відношення довжини до товщини в межах 2–3, проростки майже термінальні. Хазмотеції численні, переважно розсіяні або зібрані в нечіткі групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, (65–)75–105 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по (6–)10–22, жорсткі, більшменш прямі, відходять від перидію майже горизонтально, за довжиною дорівнюють 1,0–1,5

діаметрам хазмотецію, до 9 мкм завтов. біля основи, несептовані або ж з однією перегородкою в базальній частині, безбарвні або біля основи інколи трохи коричнюваті, на кінцях до 6 разів переважно щільно, правильно дихтомічно розгалужені, однак нерідко гілочки першого та другого порядків можуть бути дещо видовженими, тоді закінчення придатка менш компакте, інколи глибоко розділене на дві частини, кінцеві гілочки загнуті. Сумки переважно по 4, зрідка по 2–3 або 5–6, еліпсоїдні чи яйцеподібні, на короткій ніжці або без неї, 35–65 × 30–40(–50) мкм, 7–8-спорові, зрідка спор 4–6. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, 16–26 × (8–)13–15(–18) мкм, безбарвні.

На видах роду *Betula* L. (*Betulaceae*). Тип на *Betula lenta* L., США.

Поширення в Україні. На *Betula borysthena* Klokov — ЛЗС (Heluta, 1989; Burdyukova et al., 1992; Heluta et al., 2007; Dudka et al., 2009a). На *B. humilis* Schrank — ЗП (Heluta et al., 2001). На *B. pendula* Ehrh. — ЛЗЛС, ПЛс, СРЛ (Heluta, 1989). На *B. pubescens* Ehrh. — ЗП, КЛ, ЛЗЛС, ЛП, ПЛс, ЦП (Heluta, 1985a, 1989, 1995, 1999a; Dudka et al., 2019; Heluta, Anishchenko, 2021). На *Betula* spp. (інтродуковані) — ПЛс.

Загальне поширення. Європа: Литва, Сербія, Україна; Азія: Казахстан, Китай, Корея, Російська Федерація (Далекий Схід); Північна Америка: Канада, США.

22b. var. *europaea* (U. Braun) U. Braun & S. Takam.

Erysiphe ornata var. *europaea* (U. Braun) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 12. 2000. – *Microsphaera betulae* (DC.) Magn. Ber. deutsch. bot. Ges. 16: 67. 1898, pseudonym. – *Microsphaera ornata* var. *europaea* U. Braun, Mycotaxon 16(2): 422. 1983. – *Microsphaera europaea* (U. Braun) V.P. Heluta, Mikol. Fitopatol. 19(2): 123. 1985.

Відрізняється від var. *ornata* насамперед меншою кількістю і довжиною придатків (5–9, інколи трохи більше) та їхнім розміщенням на плодовому тілі. Вони часто розташовані вище екватора, відходять від перидію майже вертикально, короткі (не перевищують діаметра хазмотецію), на кінцях 3–5 разів дихтомічно галузяться. Інколи трапляються зразки з недорозвиненими апікальними частинами. Міцелій розпливчастими плямами, що зливаються в суцільний білий наліт, значно ліпше розвинений, ніж у var. *ornata*.

На видах роду *Betula* L. (*Betulaceae*). Тип на *B. pubescens* Ehrh., Німеччина.

Поширення в Україні. На *Betula pendula* Roth — ДЗЛС, ПЛс, СЗЛС, ХЛс (Jaczewski, 1927; Lavitska, 1949; Rayevska, Komaretska, 1949; Korytskyi, 1979; Kondratyuk et al., 1988; Solomakhina, Prudenko, 1998; Heluta, 2006; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a; Khandyuk, 2020). На *B. pubescens* Ehrh. — ЗЛс, ЗП, КЛ, ЛЛс, ЛП, МП, КЛ, ПЛс, ХЛс, ЦП (Krupa, 1888; Raciborski, 1910; Wróblewski, 1913; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Tselle, 1925; Jaczewski, 1927; Hrodzinska, 1928; Lavitska, 1939; Heluta, 1985a, 1989; Holubtsova, 2008b; Dudka et al., 2009a, b; Heluta et al., 2019b; Heluta, Anishchenko, 2021; Hleb et al., 2023). На *Betula* spp. — ЗК, ЗЛс, ЛЗЛС, ЛЛс, ПЗС, ПЛс, ЦП (Jaczewski, 1927; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta et al., 1987; Heluta, 1995).

Загальне поширення. Європа: Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Іспанія, Італія, Латвія, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Російська Федерація, Словаччина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швеція; Азія: Вірменія, Казахстан, Китай, Російська Федерація (Сибір).

Примітка. Інколи трапляються проміжні форми між var. *ornata* та var. *europaea* (з придатками, що відходять від плодового тіла приблизно під кутом 45°), однак ми їх відносимо до першого різновиду, від якого вони відрізняються дещо менше, ніж від var. *europaea*.

23. *Erysiphe palczewskii* (Jacz.) U. Braun & S. Takam. — еризифе Пальчевського

Erysiphe palczewskii (Jacz.) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 12. 2000. — *Microsphaera palczewskii* Jacz., Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Leningrad): 339. 1927.

Мицелій на листках, двосторонній, інколи призводить до деформації уражених листків, білий або брудно-білий, сірий, добре розвинений, щільний, часто суцільним нальотом, борошністий, складається з гіф до 6 мкм завтов. Аперсориї лопатеві, розташовані переважно по одній, до 7 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхівці материнської клітини, інколи трохи бокові, прямостоячі, до 120 мкм завд., базальні клітини циліндричні, прямі або дещо вигнуто-звивисті, довжиною до 65 мкм. Конідії утворюються по одній, видовжено-еліпсоїдні до циліндричних з заокругленими кінцями, 21–37(–45) × 11–19(–22) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,5–2,5, проростки

термінальні або майже термінальні, від коротких до довгих, аперсориї з цілісними або лопатевими аперсориями. Хазмотеції дуже численні, можуть цілком вкривати уражені органи, темно-коричневі, напівкулясті, (80–)100–143 мкм у діаметрі. Клітини перидію нечіткі, неправильно багатокутні до округлих, до 25 мкм у поперечнику. Придатки переважно екваторіальні, по 6–20, частіше до 16, відходять від перидію майже вертикально, прямі, жорсткі, порівняно довгі (до 2,5 діаметрів хазмотеції), до 11 мкм завтов. біля основи, несептовані або ж з однією, рідше двома перегородками, безбарвні, інколи лише при основі трохи коричнюваті, на кінцях 4–7 разів щільно дихтомічно розгалужені, кінцеві гілочки прямі. Характерна риса придатків — висока частота трапляння трихотомічності в галуженнях різних порядків, яка виникає внаслідок порушення дихтомічності, а також наявність в апікальних частинах головних осей, які утворюються в результаті перетворення дихтомічного галуження на несправжньо-моноподіальне. Сумки по (3–)7–10(–13), еліпсоїдні або оберненояйцеподібні, на короткій ніжці, (45–)55–82 × 25–40(–45) мкм, 5–6-спорові, зрідка спор 3–4 або 7–8, легко руйнуються. Спори еліпсоїдні, до видовженояйцеподібних, (14–)17–27 × (8–)10–16 мкм, безбарвні.

На видах родів *Caragana* Lam. і *Robinia* L. (*Fabaceae*). Тип на *C. arborescens* Lam., Російська Федерація.

Поширення в Україні. На *Caragana arborescens* — ВЛс, ДЗЛС, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, МП, ПЗЛС, ПЛс, ПС, СЗЛС, СРЛ, ХЛс, ЦП (Heluta, 1981, 1989, 1995, 2005, 2006; Heluta, Gorlenko, 1984; Heluta et al., 1987, 2016a, 2019b; Heluta, Minter, 1998a; Havrylo, 1999b; Prydiuk, 2000; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a, 2019; Korytnianska, Popova, 2012; Prylutskiy et al., 2017; Yakovlyeva, 2020; Kliuchevych et al., 2020; Heluta, Anishchenko, 2021; Luchnikova, 2021). На *Robinia pseudoacacia* L. — ВЛс, ЛЛс, ПЛс, ЦП (Heluta, Gorlenko, 1984; Heluta, 1989; Heluta, Minter, 1998a; Stryhun et al., 2019; Kliuchevych et al., 2020).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Естонія, Іспанія, Латвія, Литва, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Словаччина, Словенія, Угорщина, Україна, Фінляндія, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Казахстан, Китай, Корея, Російська Федерація

(Сибір, Алтай, Далекий Схід), Таджикистан, Туркменістан; Північна Америка (інтродукований): Канада, США.

24. *Erysiphe penicillata* (Wallr.) Schldl. — еризифе китичкова

Erysiphe penicillata (Wallr.) Schldl., Fl. Berol. 2: 170. 1824. – *Microsphaera alni* (DC.) G. Winter, Rabenh. Krypt.-fl. Deutschl. 1(2): 38. 1884. – *Microsphaera penicillata* f. *alni* Jacz., Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. gribu (Leningrad): 348. 1927.

Мицелій на листках, двосторонній, часто лише на нижньому боці листової пластинки, сіруватий, дуже тонкий, часто ледве помітний, на верхньому боці розпливчастими плямами, що зливаються, складається з гіф до 5 мкм завтов. Апресорії нечисленні, соскоподібні до лопатевих, розташовані переважно по одній. Конідієносці утворюються на верхівці центральної частини материнської клітини, прямостоячі, до 200 мкм завд., потовщуються в бік верхівки, базальні клітини циліндричні, прямі або дещо вигнуто-звивисті, до 60 мкм завд. Конідії утворюються по одній, еліпсоїдно-циліндричні до циліндричних, 28–42 × (11–)12–15(–17) мкм, відношення довжини до товщини в межах 2–3, проростки майже термінальні, від коротких до довгих, апресорії з цілісними або лопатевими апресоріями. Хазмотеції не дуже численні, переважно розсіяні, коричнево-чорні, напівкулясті, (70–)80–110(–120) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, по 6–18, частіше до 12, жорсткі, прямі або трохи зігнуті, за довжиною дорівнюють діаметру хазмотецію, інколи коротші або трохи довші, до 11,5 мкм завтов. біля основи, не-септовані або ж з однією перегородкою, безбарвні чи коричнюваті при основі, на кінцях 3–6 разів щільно, правильно дихтомічно розгалужені, кінцеві гілочки загнуті. Сумки нечисленні, по 3–5(–8), широкоеліпсоїдні або оберненояйцеподібні, сидячі чи на короткій ніжці, (35–)45–60(–70) × 35–50 мкм, 6–8-спорові, зрідка спор менше. Спори еліпсоїдні, до яйцеподібних, (15–)17–24(–28) × (9–)10–14(–17) мкм, безбарвні.

На видах роду *Alnus* Mill. (incl. *Duschekia* Opiz: *Betulaceae*). Тип на *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., Німеччина.

Поширення в Україні. На *Alnus alnobetula* (Ehrh.) K. Koch (*Duschekia viridis* (Chaix) Opiz) — КЛ (Marchenko, 1963; Dudka et al., 2019).

На *A. glutinosa* — ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, ЛЗС, ЛП, ПЛс, ЦП (Krupa, 1888; Bobyak, 1907; Namysłowski, 1910; Jaczewski, 1927; Lavitska, 1939; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 1995; Heluta et al., 2007, 2019b; Holubtsova, 2007, 2008b; Dudka et al., 2009a, b, 2019; Heluta, Anishchenko, 2021). На *A. incana* (L.) Moench — ЗК, КЛ (Smitska, 1955; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1985a, 1989, 1998a; Dudka et al., 1997, 2019; Heluta et al., 2018).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Данія, Ірландія, Італія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Іран, Китай, Корея, Російська Федерація (Сх. Сибір, Далекий Схід), Японія; Північна Америка: Аляска (США), Канада, США.

25. *Erysiphe platani* (Howe) U. Braun & S. Takam. — еризифе платанова

Erysiphe platani (Howe) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 12. 2000. – *Microsphaera platani* Howe, in Bessey, Bull. Torrey bot. Club 5: 4. 1874.

Мицелій двосторонній на листках, черешках та суцвіттях, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, часто призводить до деформації листків, білий чи жовтуватий, чіткими або розпливчастими плямами, складається з гіф товщиною до 8 мкм. Апресорії лопатеві, розташовані по одній або супротивно в парах. Конідієносці прямостоячі, до 200 мкм завд., їхня товщина може збільшуватися доверху, базальні клітини прямі, із зігнутою основою або викривлені, до звивистих, до 120 мкм завд. Конідії утворюються по одній, бочкоподібні, до видовжено-еліпсоїдних або майже циліндричних, (25–)30–40(–50) × (12–)15–20(–22,5) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,6–2,6, проростки більш-менш термінальні, короткі (до 1,5 товщини конідії), їхні апресорії 3–10-лопатеві. Хазмотеції численні, по обидва боки листової пластинки, розсіяні, іноді групами на нижньому боці листової пластинки, особливо в місцях, розташованих під плямами мицелію, що утворилися на верхньому боці листка, темно-коричневі, напівкулясті, (80–)85–120(–125) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 20 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, переважно

по 6–14, зрідка до 24, прямі або трохи дугоподібні, короткі, за довжиною дорівнюють 1–3 діаметрам хазмотецію, до 10 мкм завтов. біля основи, несептовані або з однією перегородкою біля основи, безбарвні, зрідка в нижній частині трохи коричнюваті, на кінцях (3–)4–5(–6) разів компактно дихотомічно розгалужені, однак гілочки першого порядку часто видовжені до 30, іноді навіть 55 мкм, або гілочки другого порядку видовжені до 20 мкм, кінцеві гілочки зрілих зразків чітко загнуті. Сумки по 6–8, широко еліпсоїдні або оберненояйцеподібні, до майже кулястих, дещо нерівнобокі, на короткій ніжці, інколи сидячі, тонкостінні, (40–)50–60(–68) × 30–50 мкм, 3–5(–6)-спорові. Спори еліпсоїдні до видовжено-яйцеподібних, доволі великі, (18–)20–25(–28) × 12–16(–17,5) мкм, безбарвні.

На видах роду *Platanus* L. (*Platanaceae*). Тип на *P. occidentalis* L., США.

Поширення в Україні. На *Platanus ×hispanica* Mill. ex Muenchh. — КрЛс, ПБК, ПЗС (Vasiljeva et al., 1988; Dudka et al., 2004; Korytnianska et al., 2012; Heluta et al., 2013). На *P. occidentalis* — ПЗС (Korytnianska et al., 2012; Heluta et al., 2013). На *P. orientalis* L. — ПБК (Vasiljeva et al., 1988; Dudka et al., 2004; Heluta et al., 2013). На *Platanus* spp. — КрЛс, ПБК, ПЗС (Heluta et al., 2013).

Загальне поширення. Європа (занесений): Австрія, Болгарія, Велика Британія, Греція, Іспанія, Італія, Польща, Португалія, Німеччина, Словаччина, Словенія, Угорщина, Україна, Франція, Чехія, Швейцарія; Азія (занесений): Ізраїль, Китай, Туреччина, Японія; Африка (занесений): ПАР; Північна Америка: Канада, США; Південна Америка (занесений): Бразилія; Австралія й Океанія (занесений): Австралія.

26. *Erysiphe pseudoacaciae* (P.D. Marchenko) U. Braun & S. Takam. — еризифе білоакацієва

Erysiphe pseudoacaciae (P.D. Marchenko) U. Braun & S. Takam., *Schlechtendalia* 4: 12. 2000. — *Trichocladia pseudoacaciae* P.D. Marchenko, *Ukr. Bot. Zhurn.* 36(3): 256. 1979. — *Microsphaera pseudoacaciae* (Marcz.) U. Braun, *Fedd. Repert.* 92: 507. 1918.

Міцелій на листках, двосторонній, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, білий або сіруватий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, тонкий, павутинистий. Конідії утворюються по одній, видовженоеліпсоїдні до майже циліндричних, (25–)27–33 ×

10–14 мкм, відношення довжини до товщини в межах 2–3, проростки термінальні, короткі, з лопатевими кінцевими апресоріями. Хазмотеції не дуже численні, розсіяні до зібраних у групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, (60–)70–105 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні до округлих, до 25 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, нечисленні, по 6–12, зрідка до 15, гнучкі, прямі або дещо звивисті, дуже довгі, дорівнюють 4–12 діаметрам хазмотецію (до 1200 мкм), до 10 мкм завтов. біля основи, несептовані, інколи з однією перегородкою, безбарвні або біля основи трохи коричнюваті, на кінцях до 5 разів нещільно дихотомічно розгалужені, зрідка прості, гілочки першого порядку видовжені, кінцеві гілочки більш-менш загнуті. Сумки по 3–6, еліпсоїдні або оберненояйцеподібні, на короткій ніжці, 40–60 × 24–40(–50) мкм, 5–6-спорові, зрідка спор 3 або 4. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, (12–)15–20(–24) × 8–12(–16) мкм, безбарвні.

На *Robinia pseudoacacia* і, можливо, *Colutea arborescens* L. (*Fabaceae*). Тип на *R. pseudoacacia*, Україна (*Fabaceae*).

Поширення в Україні. На *Robinia pseudoacacia* — ЗК, ЗЛс, КЛ, ЛЗЛС, ЛЛс, ПЗС, ПКЛ, ПЛс, ХЛс, ЦП (Isayeva, 1952; Marchenko, 1963, 1979a; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 1995; Prudenko, Dzhanagan, 2008; Kisel, Lytvynenko, 2013; Heluta et al., 2016a; Prylutskiy et al., 2017; Dudka et al., 2019; Luchnikova, 2021).

Загальне поширення. Європа: Білорусь, Італія, Німеччина, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Швейцарія.

27. *Erysiphe rayssiae* (Mayor) U. Braun & S. Takam. — еризифе золотодрокова

Erysiphe rayssiae (Mayor) U. Braun & S. Takam., *Schlechtendalia* 4: 13, 2000. — *Microsphaera rayssiae* Mayor, *Bull. Res. Council. Israel, Sect. D, Botany*, 10 D: 203. 1961.

Міцелій на листках, двосторонній, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, білий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, пливчастий, складається з гіф до 8 мкм завтов. Апресорії більш-менш лопатеві. Конідієносці утворюються на верхівці материнської клітини, прямостоячі, до 80 мкм завд., базальні клітини циліндричні, прямі, до дещо зігнутих, до 30 мкм завд. Конідії утворюються по одній,

еліпсоїдні, видовжено-яйцеподібні до майже видовжено-бочкоподібних, (20–)25–40(–45) × (10–)13–20(–22) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,5–2,5. Хазмотеції розсіяні до зібраних у групи, 90–150 мкм у діаметрі, інколи дещо більші. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 25 мкм у поперечнику. Придатки більш-менш екваторіальні, відходять від плодового тіла горизонтально, часто переплітаються між собою та з придатками сусідніх хазмотецій, по 5–20, міцелієподібні, гнучкі, дещо звивисті або колінчасті, довгі, дорівнюють 2–8 діаметрам хазмотецію, до 11 мкм завтов. біля основи, несептовані, безбарвні або біля основи трохи коричнюваті, помітно бородавчасті, на кінцях прості або ж 1–6 разів нещільно дихтомічно розгалужені, гілочки першого і другого порядків часто видовжені і зігнуті, кінцеві гілочки в зрілих зразків завжди загнуті, інколи до майже закручених. Сумки по 3–10, еліпсоїдні або оберненояйцеподібні, булавоподібні, переважно на короткій ніжці, (45–)50–70(–75) × 30–50 мкм, 3–5-спорові. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, 16–28 × 9,5–16 мкм, безбарвні.

На *Spartium junceum* L. (*Fabaceae*). Тип на *S. junceum*, Франція.

Поширення в Україні. На *Spartium junceum* L. — ГК, КрЛс, ПБК (Heluta, 1984, 1985b, 1986, 1989; Heluta, Isikov, 1991; Kuzub, 2000; Dudka et al., 2004).

Загальне поширення. Європа: Болгарія, Велика Британія, Греція, Іспанія, Італія, Німеччина, Російська Федерація, Україна, Швейцарія, Франція, кол. Югославія Азія: Ізраїль; Південна Америка: Аргентина (інтродуковано).

Примітка. В Україні поширена лише анаморфа гриба, тому опис значною мірою запозичено з монографії У. Брауна та Р. Кука (Braun, Cook, 2012).

28. *Erysiphe robiniae* Grev. — еризифе робінієва

Erysiphe robiniae Grev., Fl. edin.: 460. 1824. – *Microsphaera caraganae* Magnus, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 17: 150. 1899. – *Trichocladia caraganae* (Magnus) Neger, Krypt.-Fl. Mark Brandenburg 7(1): 121. 1905. – *Trichocladia robiniae* Tschern., Mater. Mikol. Fitopatol. 5(2): 172. 1926. – *Erysiphe communis* auct. r.p.

Міцелій на листках, двосторонній, білий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, складається з гіф до 6 мкм завтовшки. Аперсорії

лопатеві, розташовані по одній або супротивно в парах, до 7 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхівці материнської клітини, прямостоячі, до 120 мкм завд., базальні клітинні циліндричні, прямі, до дещо зігнутих, до 60 мкм завдовжки. Конідії утворюються по одній, видовжено-еліпсоїдні до майже циліндричних, (25–)30–45(–50) × 15–25 мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,5–2,5. Хазмотеції не дуже численні, розсіяні до зібраних у групи, темно-коричневі, до майже чорних, напівкулясті, 70–130 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні до майже лабіринтоподібних, до 25 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, не дуже численні, по 6–25, відходять від перидію вниз, однак на відносно недалекій відстані від нього колінчасто згинаються і спрямовуються горизонтально або зрідка дещо догори, гнучкі, прямі або трохи звивисті, майже міцелієподібні, довгі, дорівнюють 2–8 діаметрам хазмотецію, до 13 мкм завтов. біля основи, до 6 разів септовані, безбарвні або від основи до половини трохи коричнюваті, переважно прості, інколи на кінцях до 4 разів нещільно і неправильно або майже дихтомічно розгалужені, всі гілочки видовжені, кінцеві прямі. Сумки по 2–9, еліпсоїдні або оберненояйцеподібні, на короткій ніжці, 40–70(–80) × 30–45 мкм, 3–5-спорові, зрідка спор 6. Спори еліпсоїдні, до дещо яйцеподібних, 15–26 × 10–17 мкм, безбарвні.

На видах родів *Caragana* і *Robinia* L. (*Fabaceae*). Тип на *R. viscosa* L., Велика Британія.

Поширення в Україні. На *Caragana arborecens* — ДЗЛС, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, ПЛс, ПС, ЦП (Tselle, 1925; Jaczewski, 1927; Girzitska, 1929; Lavitska, 1939; Zerova, 1948; Morochkovskiy, 1953b; Morochkovskiy et al., 1969; Stasevych, 1985a; Heluta et al., 1987; Heluta, 1989, 1995; Holubtsova, 2008b). На *Robinia hispida* L. — ЗК (Lavitska, 1958). На *R. pseudoacacia* L. — ВЛс, ЗЛс, ЗУЛ, КрС, ЛЛс, ЗЛС, ПЛс (Radziyevskiy, 1952; Lavitska, 1955, 1966; Bukhalo, 1961a; Isikov, 1977; Koretskyi, 1979; Heluta, 1989, 2006; Solomakhina, Prudenko, 1998).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Естонія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Польща, Російська Федерація, Румунія, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швеція; Азія: Вірменія, Індія, Казахстан, Китай, Корея, Російська Федерація (Далекий Схід), Туреччина, Японія; Північна Америка: США.

Примітка. Не виключено, що частина місцезнаходжень гриба в Україні з літературних джерел може належати до *Erysiphe pseudoacaciae*. Перевірити це неможливо, оскільки відповідні зразки не збереглися.

Після виходу у світ монографії У. Брауна (Braun, 1987) цей борошністоросяний гриб, що траплявся на жовтій та білій акаціях, розглядали як *Erysiphe trifolii* (сучасна назва — *E. trifoliorum*). Однак пізніше він все ж таки був виділений з цього комплексу і відновлений як окремий вид (Braun, Cook, 2012). *Erysiphe robiniae* й *E. trifoliorum* морфологічно дуже близькі види, однак у першого з них придатки помітно потовщуються при основі, клітини перидію мають дуже мінливу форму, до лабіринтоподібних, тоді як в *E. trifoliorum* вони неправильно багатокутні. Додамо, що в Україні з 70-х років минулого століття, після інтродукції іншого паразита жовтої та білої акацій, далекосхідного *E. palczewskii*, цей гриб зовсім зник. Останній його збори здійснені нами в 1974 р. Достовірно пояснити зникнення *E. robiniae* важко, не виключено, що він гібридизував з *E. palczewskii* і "розчинився" в останньому (Heluta, Gorlenko, 1984). На це вказують певні відмінності сучасної європейської популяції *E. palczewskii* від далекосхідної. Однак така гіпотеза потребує підтвердження за допомогою молекулярно-філогенетичного дослідження. Додамо, що у "Визначнику грибів України" (Mogochkovskiy et al., 1969) на *Robinia pseudoacacia* наводиться ще *Trichocladia robiniae* Tschern., який є синонімом до *E. robiniae*, однак опис відповідних зразків все ж таки свідчить, що автори дійсно мали справу з іншим грибом, описаним пізніше П.Д. Марченком (Marchenko, 1979a) як *Trichocladia pseudoacaciae* [= *Erysiphe pseudoacaciae* (P.D. Marchenko) U. Braun & S. Takam.].

29. *Erysiphe russellii* (Clinton) U. Braun & S. Takam. — еризифе кислицева

Erysiphe russellii (Clinton) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 13. 2000. — *Microsphaera russellii* Clint, in Peck, Rep. N. Y. Stat. Mus. 26: 80. 1874. — *Trichocladia russellii* (Clint.) Jacz., Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Leningrad): 299. 1927.

Мицелій двосторонній на листках, на стеблах, черешках і плодах, сіруватий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, складається з гіф до 7 мкм завтов. Апресорії від соскоподібних до лопатевих, розташовані переважно по одній. Конідієносці утворюються на верхньому боці материнської клітини, головним чином у середній її частині, прямостоячі, прямі, різні за довжиною, до 230 мкм завд., базальні клітини циліндричні, до 70 мкм завд. Конідії утворюються по одній, еліпсоїдні, лимоноподібні, 25–45(–47) × 10–20(–25) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,8–2,8, проростки переважно термінальні, але нерідко трапляються й бічні, короткі (до 2,3 товщини конідії), їхні апресорії цілісні або

ж дещо вилчасті чи 2–6-лопатеві. Хазмотеції на всіх уражених органах, численні, розкидані до зібраних у групи, коричнево-чорні, напівкулясті, (70–)75–105(–120) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильної форми, до 23 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, не дуже численні, по 5–15, нерідко міцеліподібні, гнучкі, в апікальній частині нерідко звивисті, дуже довгі, дорівнюють 2–9 діаметрам хазмотецію (до 890 мкм), до 9 мкм завтов., септовані, майже по всій довжині коричневі, особливо біля основи, на кінцях до 6 разів нещільно дихотомічно галузяться, інколи прості, гілочки першого порядку часто довгі (до 65 мкм), дугасті, кінцеві гілочки прямі, зрідка трохи зігнуті. Сумки по 5–9, зрідка їх 4 або 10, еліпсоїдні, оберненояйцеподібні, товстостінні, переважно на короткій ніжці або інколи без неї, (30–)40–55 × (20–)25–37 мкм, 3–4-спорові, зрідка спор 5. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних, (12–)14–18(–22) × (8–)10–12(–14) мкм, безбарвні.

На видах роду *Oxalis* L. (incl. *Xanthoxalis* Small: *Oxalidaceae*). Тип на *Oxalis* sp., США.

Поширення в Україні. На *Oxalis corniculata* L. (*Xanthoxalis corniculata* (L.) Small) — СЗЛС, ЦП. На *O. stricta* L. (*X. dillenii* auct. non (Jacq.) Holub) — ВЛс, ЗП, ПЗС, ПЛс, ЦП (Heluta, Marchenko, 1987; Heluta, 1989; Korytnianska et al., 2012; Heluta, Anishchenko, 2021).

Загальне поширення. Європа: Білорусь, Велика Британія, Данія, Німеччина, Польща, Російська Федерація, Румунія, Угорщина, Україна, Франція, Чехія; Азія: Грузія, Ізраїль, Індія, Індонезія (о-в Ява), Китай, Корея, Непал, Філіппіни, Шрі-Ланка, Японія; Африка: Ефіопія, Мадейра (Португалія), Марокко, ПАР, Уганда; Північна Америка: Канада, США; Південна Америка: Аргентина; Австралія й Океанія: Австралія, Нова Зеландія.

Примітка. Північноамериканський вид, занесений в різні регіони світу. За межами Америки відомий переважно в анаморфній стадії. В Україні тричі зібраний і на стадії телеоморфи.

30. *Erysiphe symphoricarpi* (Howe) U. Braun & S. Takam. — еризифе сніжноягідникова

Erysiphe symphoricarpi (Howe) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 14. 2000. — *Microsphaera symphoricarpi* Howe, in Bessey, Bull. Torrey bot. Club 5: 3. 1874. — *Trichocladia symphoricarpi* (Howe) Jacz., Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Leningrad): 291. 1927.

Міцелій двосторонній на листках, білий, у вигляді білих або сіруватих плям різного розміру, що зливаються в суцільний наліт, тонкий, його гіфи часто звивисті, до 6 мкм завтов., розгалужені, як правило, під кутом 90°. Апрусорії цілісні, розташовані по одній або ж супротивно парами, до 9 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхньому боці материнської клітини, інколи трохи бічні, прямостоячі, базальні клітини переважно циліндричні, прямі або дещо викривлені, до звивистих, дуже довгі (до 105 мкм). Конідії утворюються по одній, переважно циліндричні, іноді трохи еліпсоїдні, 24–36(–40) × 8,5–14(–20) мкм, відношенням довжини до товщини в межах 2,0–3,1, проростки переважно термінальні, помірно довгі (до 3,5 товщин конідії), їхні апрусорії переважно цілісні, зрідка лопатеві. Хазмотеції численні, розкидані або зібрані в групи, коричнево-чорні, напівкулясті, 60–110(–130) мкм у діаметрі. Клітини перидію чіткі, неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, не дуже численні, по 4–20, гнучкі, відходять від перидію горизонтально, виявляють тенденцію прямувати в одному напрямку, помірно довгі, дорівнюють 2–7 діаметрам хазмотецію, до 10 мкм завтов., несептовані або ж з однією перегородкою в нижній частині, безбарвні, інколи коричнюваті біля основи, прості або ж до 6 разів нещільно дихотомічно розгалужені, кінцеві гілочки прямі. Сумки по 4–10, широкоеліпсоїдні, оберненояйцеподібні, переважно на короткій ніжці або рідше без неї, 35–60 × 25–40(–50) мкм, 3–5-спорові, рідше спор 2 або 6. Спори еліпсоїдні, яйцеподібні, до майже кулястих, 14–23 × (8–)10–14 мкм, безбарвні.

На видах роду *Symphoricarpos* Duhamel (*Carprifoliaceae*). Значно знижує декоративні якості рослини-живителя. Тип на *Symphoricarpos* sp., США.

Поширення в Україні. На *Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake — ЛЛс, ПЛс, ЦП (Heluta et al., 2016b; Velychko, 2020; Khandyuk, Velychko, 2020).

Загальне поширення. Європа: Білорусь, Велика Британія, Німеччина, Польща, Словаччина, Україна, Швейцарія; Північна Америка: Канада, США.

Примітка. *Erysiphe symphoricarpi* є одним з північноамериканських видів, занесених в Європу за останні десятиліття. Уперше його зареєстрували тут на початку 90-х років минулого століття, спочатку в 1990 р. у Великій Британії, пізніше в інших країнах — Німеччині,

Польщі та Швейцарії (Czerniawska, Madej, 1998; Czerniawska et al., 2000; Kiss et al., 2002; Szentiványi et al., 2004; Kiss, 2005; Ruszkiewicz-Michalska, Michalski, 2005; Jones et al., 2007; Henricot, 2009; Mułenko et al., 2010; Jage et al., 2010). З 2015 р. він почав траплятися і в Україні. На перших зразках, зібраних у м. Київ, крім анаморфи, було знайдено тільки один не зовсім зрілий хазмотецій, який мав усі морфологічні ознаки, характерні саме для цього виду. Крім того, ідентифікація була підтверджена молекулярними методами (Heluta et al., 2016b). У наступні роки гриб масово формує плодові тіла і знайдений вже за сотні кілометрів від Києва.

31. *Erysiphe syringae* Schwein. — еризифе бузкова

Erysiphe syringae Schwein., Trans. Amer. Philos. Soc. 4: 270. 1834. – *Microsphaera syringae* (Schwein.) Magnus, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 16: 67. 1898. – *Microsphaera syringae* Jacz., Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Leningrad): 337. 1927. – *Microsphaera penicillata* f. *syringae* Jacz., loc. cit.: 357. – *Microsphaera jaczewskii* U. Braun, Feddes Repert. 92(7–8): 510. 1981.

Міцелій двосторонній на листках, ліпше розвинений на верхньому боці листової пластинки, розпливчастий, сіруватий, або білий, у вигляді білих плям різного розміру, що зливаються в суцільний наліт, тонкий, складається з прямих або звивистих гіф до 8 мкм завтов. Апрусорії більш-менш лопатеві, розташовані по одній або ж супротивно парами, до 7 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхньому боці центральної частини материнської клітини, інколи трохи зміщені, прямостоячі, до 80 мкм завд., базальні клітини циліндричні, прямі або дещо викривлені, до трохи звивистих, до 30 мкм завд. Конідії утворюються по одній, еліпсоїдні, бочкоподібні, до циліндричних, 24–36(–40) × 9–16 мкм, відношенням довжини до товщини в межах 2–3, проростки переважно більш-менш термінальні, помірно довжини (до 2 товщин конідії), їхні апрусорії переважно трохи або помірно лопатеві. Хазмотеції нечисленні, утворюються зрідка, розкидані або зібрані в групи, темно-коричневі, напівкулясті, (60–)80–105(–125) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 25 мкм у поперечнику. Придатки екваторіальні, інколи трохи зсунуті у верхню частину хазмотецію, нечисленні, по 5–13, жорсткі, прямі, різної довжини на одному й тому ж плодовому тілі, дорівнюють 1–2 діаметрам хазмотецію, зрідка трохи довші, до 11 мкм завтов., несептовані

або ж з 1–2 перегородками в нижній частині, безбарвні, інколи коричнюваті біля основи, на кінцях 3–6 разів переважно щільно дихотомічно розгалужені, інколи гілочки першого та другого порядків можуть бути дещо видовженими, тоді галушення менш компактне, кінцеві гілочки загнуті, однак інколи одночасно прямі й загнуті на одному і тому ж придатку. Сумки по 2–8, широкоеліпсоїдні, оберненояйцеподібні, майже кулясті, переважно на короткій ніжці або рідше без неї, (35–)40–60 × (25–)30–40(–45) мкм, 2–7-спорові, рідше спор 8. Спори еліпсоїдні, до майже кулястих, (14–)20–25 × 9–13(–15) мкм, безбарвні.

Переважно на видах родів *Syringa* L. та *Ligustrum* L. (*Oleaceae*). Тип на *S. vulgaris* L., США.

Поширення в Україні. На *Ligustrum vulgare* L. — ЛЗЛС, ЦП (Heluta, 1989, 1995; Dudka et al., 2009a). На *Syringa persica* L. (анаморфа) — ПЛс (Heluta, 1989). На *S. vulgaris* L. — ЛЗЛС, ПБК, ПЛс, ЦП (Lavitska, 1955, 1966; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 1995, 1999a, b; Heluta, Isikov, 1991; Kuzub, 2000; Dudka et al., 2004).

Загальне поширення. Європа: Бельгія, Білорусь, Велика Британія, Естонія, Іспанія, Італія, Литва, Німеччина, Польща, Португалія, Російська Федерація, Румунія, Словаччина, Угорщина, Україна, Франція, Швейцарія, кол. Югославія; Азія: Грузія, Російська Федерація (Сибір); Північна Америка: Канада, США; Південна Америка: Аргентина; Австралія й Океанія: Австралія.

Примітка. Як було показано за допомогою молекулярних методів досліджень, даний вид має північно-американське походження (Seko et al., 2008, 2011). В Україні він траплявся не часто, головним чином у стадії анаморфи. Після епіфітотійного поширення тут іншого паразита бузку, далекодхідного *Erysiphe syringae-japonicae*, *E. syringae* зник. Останні його зразки були зібрані нами на початку поточного століття в Криму. Вказівка даного виду для Лівобережного злакового Степу (Morochkovskiy, 1953a; Morochkovskiy et al., 1969) базується на неправильно визначеному зразку *E. ehrenbergii* на *Lonicera tatarica*, який зберігається в мікологічному гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України.

32. *Erysiphe syringae-japonicae* (U. Braun) U. Braun & S. Takam. — еризифе японськобузкова

Erysiphe syringae-japonicae (U. Braun) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 14. 2000. – *Microspphaera syringae-japonicae* U. Braun, Mycotaxon 15: 121. 1982.

Мицелій двосторонній на листках, у *Ligustrum vulgare* також на плодах, білий або сіруватий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, добре розвинений, у видів роду *Syringa* часто вкриває весь уражений листок, малопомітний, тонкий, гіфи до 6 мкм завтов. Аapresорії лопатеві, розташовані по одній або ж супротивно парами, до 8 мкм у поперечнику. Конідіеносці утворюються на верхньому боці материнської клітини, до 90 мкм завд., базальні клітини циліндричні, прямі або дещо викривлені, до 35 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовжено-еліпсоїдні, до циліндричних, (20–)25–35(–40) × (9–)10–18 мкм, відношення довжини до ширини в межах 1,6–2,6, проростки майже термінальні, переважно короткі, їхні apresорії цілісні або лопатеві. Хазмотеції на листках, у *L. vulgare* також і на плодах, численні, розкидані або зібрані в групи, коричнево-чорні, напівкулясті, 65–135 мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні до округлих, до 25 мкм у поперечнику. Придатки в нижній частині плодового тіла, до екваторіальних, нечисленні, до 16, прямі або трохи зігнуті, короткі, дорівнюють 0,75–1,25 діаметра хазмотецію, до 8 мкм завтов., несептовані або з однією перегородкою в базальній частині, забарвлені щонайменше до середини придатка або навіть до його галушення у верхній частині, однак трапляються біотиби із забарвленими придатками лише в базальній частині, на кінцях 3–5, інколи навіть 6 разів більш-менш правильно дихотомічно галузяться, галушення переважно компактні, зрідка менш щільні через дещо видовжені гілочки першого і другого порядків, кінцеві гілочки загнуті. Сумки по 3–10, широкоеліпсоїдні, оберненояйцеподібні, переважно на короткій ніжці або без неї, (35–)40–60(–65) × (30–)35–45(–50) мкм, 5–8-спорові. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних, (12–)14–21(–23) × 8–14 мкм, безбарвні.

На видах родів *Syringa* L. та *Ligustrum* L. (*Oleaceae*). Масово уражує бузок і бирючину, значно знижуючи декоративні властивості рослин. Тип на *Syringa reticulata* (Blume) H. Nara, Японія.

Поширення в Україні. На *Ligustrum vulgare* L. — ПЗС, ПЛс, ПП (Heluta, 2006; Dzshagan et al., 2008; Korytnianska et al., 2010, 2012). На *Syringa chinensis* Willd. — ПЗС (Korytnianska et al., 2012). На *S. henryi* C.K. Schneid. (*S. josikaea* × *S. villosa*) — ПЛс. На *S. josikaea* Jacq. — ПЗС (Korytnianska et al., 2010). На *S. persica* L. — ЗП (Heluta,

Anishchenko, 2021). На *S. vulgaris* L. — ВЛс, ЗЛс, ЗП, КрЛс, ЛЗЛС, ЛП, ПЗС, ПЛс, ХЛс, ЦП (Solomakhina, Prudenko, 1998; Havrylo, 1999b; Heluta, 2006; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a; Korytnianska et al., 2010, 2012; Prosyannikova et al., 2012; Lytvynenko, Soroka, 2013; Heluta et al., 2016a, 2019b; Pikovskyi et al., 2019; Khandyuk, 2020; Heluta, Anishchenko, 2021; Luchnikova, 2021; Makarenko, 2021). На *Syringa* spp. — ГК, КрЛс, ЦП (Prosyannikova et al., 2009; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020).

Загальне поширення. Європа: Білорусь, Німеччина, Польща, Російська Федерація, Україна, Швейцарія; Азія: Іран, Російська Федерація (Далекий Схід).

Примітка. *Erysiphe syringae-japonicae* є інвазивним видом, який потрапив до Європи, а також і в Україну, зі Східної Азії (Seko et al., 2011). Морфологічно він дуже близький до *E. syringae*, значно раніше занесеного сюди ж із Північної Америки. Ці види у багатьох випадках можна розрізнити за інтенсивністю забарвлення придатків, які в останнього безбарвні або ж коричнюваті в нижній частині, у той час як в *E. syringae-japonicae* вони доволі інтенсивно забарвлені. Однак, на жаль, за цією ознакою є проміжні форми. Наприклад, повідомляється про зразок *E. syringae* з України, ідентифікований за молекулярними характеристиками, в якого придатки коричневі від основи до середньої частини (Seko et al., 2011). У таких випадках морфологічна ідентифікація не можлива. Ще один зразок мав химерну ДНК, що свідчить про можливість гібридизації цих видів. Протягом понад двох останніх десятиліть ми жодного разу не виявили *E. syringae*. Отже, складається враження, що цей вид повністю витіснений пізнішим мігрантом *E. syringae-japonicae*. В літературі вказується, що кінцеві галузження придатків останнього плоскі. Однак на українських зразках вони сформовані за трьома осями, тобто об'ємні. Отже, ця ознака не працює для розмежування *E. syringae-japonicae* і морфологічно та генетично близького до нього *E. ligustri*, як вказувалося раніше (Seko et al., 2008, 2011; Braun, Cook, 2012).

33. *Erysiphe tortilis* (Wallr.) Link — еризифе закручена

Erysiphe tortilis (Wallr.) Link, in Willdenow, Sp. pl., Edn 4 6(1): 111. 1824. — *Trichocladia tortilis* (Wallr.) Neger, Krypt.-Fl. Brandenburg (Leipzig) 7(1): 121. 1905. — *Microsphaera tortilis* (Wallr.) Speer, Sydowia 31(1–6): 248. 1979.

Мицелій переважно на нижньому боці листкової пластинки, сіруватий, павутинистий, зрідка у вигляді борошнистих плям, слабо розвинений. Аapresорії майже цілісні. Конідиеносці прямостоячі, базальні клітини циліндричні, короткі, до 35 мкм завд. Конідії утворюються по

одній, від еліпсоїдних до майже циліндричних, (25–)30–40 × 13–21 мкм, відношення довжини до ширини в межах 1,4–2,4, проростки більш-менш термінальні, переважно відносно короткі (до 1,3 товщини конідії), їхні apresорії цілісні або 2–7-лопатові. Хазмотеції численні, розкидані або зібрані в групи, темно-коричневі, напівкулясті, (65–)70–100(–110) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 25 мкм у поперечнику. Придатки в нижній частині плодового тіла або екваторіальні, відносно нечисленні, по 8–20, гнучкі, дещо звивисті, при основі дугасто зігнуті й піднімаються догори, йдуть паралельно чи навіть з'єднуються в пучки, переплітаються між собою та з придатками сусідніх плодкових тіл, дуже довгі, дорівнюють 5–15 діаметрам хазмотецію (до 1300 мкм), до 9 мкм завтов., септовані, коричневі, біля верхівки світліші, до безбарвних, закінчення прості або ж інколи 1 раз, ще рідше 2 рази вилчато галузяться. Сумки по 2–6, частіше по 3–5, еліпсоїдні, до майже кулястих, переважно на короткій ніжці, товстостінні, (40–)45–60(–65) × (25–)30–45 мкм, 4–6-спорові, зрідка спор 3 або 7–8. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних, (16–)18–25 × 10–15 мкм, безбарвні.

На видах роду *Cornus* L. (incl. *Swida* Opiz: *Cornaceae*). Тип на *Cornus sanguinea* L. [*Swida sanguinea* (L.) Opiz].

Поширення в Україні. На *Cornus alba* L. (*Swida alba* (L.) Opiz) — ЗП, ПКЛ, ПЛс (Heluta, 1989; Heluta, Anishchenko, 2021). На *C. australis* C.A. Mey. (*S. australis* (C.A. Mey.) Pojark. ex Grossh.) — ГК, ДЗЛС, ЗК, ЛЗЛС, СЗЛС (Heluta, 1989, 2000, 2005; Tykhonenko et al., 1994, Tkachenko et al., 1998; Dudka et al., 2004, 2009a; Heluta, Tykhonenko, 2017). На *C. mas* L. — ГК, КрЛс, ПБК (Petrushova, Voronin, 1972; Kuzub, 2000; Dudka et al., 2004; Prosyannikova et al., 2012). На *C. sanguinea* L. (*S. sanguinea* (L.) Opiz) — ВЛс, ГК, ДЗЛС, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЛс, МП, ПКЛ, ПЛс, СЗЛС (Krupa, 1889; Namyskowski, 1909, 1914; Rouppert, Wróblewski, 1911; Bukhalo, 1961a; Morochkovskyi et al., 1969; Heluta et al., 1987; Heluta, 1989, 1998a; Dudka et al., 2009a, 2019; Heluta, Tykhonenko, 2017; Kravchuk et al., 2018b, 2019; Heluta, Anishchenko, 2021). На *Cornus* (*Swida* s. str.) sp. — ЗЛс, ПЛс (Heluta et al., 2016a).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Данія, Естонія, Іспанія, Італія, Латвія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Польща, Російська Федерація,

Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Вірменія, Грузія, Іран, Туреччина; Північна Америка: США.

Примітка. Довгий час цей вид розглядали в роді *Erysiphe* s.str. (= *Erysiphe* sect. *Erysiphe*) через відсутність придатків з дихотомічно розгалуженими апікальними частинами. Однак, як показав Е. Шпер (Speer, 1978), такі придатки, хоча й у невеликій кількості, все ж таки утворюються в пізньоосінній період, тому *E. tortilis* потрібно відносити до секції *Microsphaera* даного роду.

34. *Erysiphe trifoliorum* (Wallr.) U. Braun — еризифе конюшинова

Erysiphe trifoliorum (Wallr.) U. Braun, in Braun, Kruse, Wolcan & Murace, Mycotaxon 112: 175. 2010. — *Erysiphe trifolii* Grev., Fl. Edin.: 459. 1824. — *Erysiphe communis* f. *genistae* Jacz., Karm. opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Leningrad): 253. 1927. — *E. communis* f. *lupini* (Roum.) Jacz., loc. cit.: 257. — *E. communis* f. *meliloti* (Rabenh.) Jacz., loc. cit.: 259. — *E. communis* f. *trifolii* (Rabenh.) Jacz., loc. cit.: 263.

Міцелій двосторонній на листках, стеблах і черешках, білий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, часто цілком вкриває весь уражений орган, добре розвинений, борошністий, пізніше плівчастий, нерідко щільний, гіфи до 8 мкм завтов. Апресорії лопатеві, розташовані по одній або ж супротивно парами, до 7 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхньому боці материнської клітини, посередині або збоку, прямостоячі, прямі, до 140 мкм завд., базальні клітини циліндричні, прямі або дещо викривлені, до 55 мкм завд. Конідії утворюються по одній, видовжено-еліпсоїдні, до бочкоподібних, (25–)30–40(–50) × (11–)14–20(–26) мкм, відношення довжини до ширини в межах 1,5–2,5, проростки переважно термінальні, довгі (до 4,5 товщин конідії), їхні апресорії цілісні або до 2–6-лопатевих. Хазмотеції переважно на листках, численні, розкидані або зібрані в групи, коричнево-чорні, напівкулясті, 80–135(–180) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки в нижній частині плодового тіла, до екваторіальних, не дуже численні (10–25, зрідка більше), прямі, більш-менш притиснуті до міцелію, можуть переплітатися з ним, або ж неподалік плодового тіла колінчасто зігнуті, тоді дещо піднімаються над міцелієм, переважно довгі, дорівнюють 2–12 діаметрам хазмотецію, до 12 мкм

завтов., 1–6 разів септовані в нижній частині, від безбарвних до коричнюватих, особливо біля основи, прості або ж інколи на кінцях 1–3 рази більш-менш правильно дихотомічно галузяться, галуження нещільні, вилчасті, кінцеві гілочки прямі. Сумки по 3–10, до 12, еліпсоїдні, оберненояйцеподібні, переважно на короткій ніжці або без неї, (45–)55–70(–80) × (25–)30–45(–50) мкм, 2–6-спорові, частіше спор 3–5. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних, (15–)18–26(–30) × 11–15 мкм, безбарвні.

На численних видах родини *Fabaceae*. Збудник борошністої роси багатьох цінних зернобобових і кормових культур. Тип на *Trifolium medium* L.

Поширення в Україні. На *Amorpha* sp. (лише анаморфа) — ПЛс (Лавітська, 1966). На *Daubentonia* sp. — ПБК (Heluta, Isikov, 1991; Dudka et al., 2004). На *Genista sibirica* L. (*G. borysthena* Kottov) — ЛЗС. На *G. tinctoria* L. — КЛ, ЛЗС, ПЛс, ХЛс, ЦП (Lavitska, 1947, 1949; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta et al., 1987; Heluta, 1989, 1995, 1998a, 2006; Solomakhina, Prudenko, 1998; Havrylo, 1999b, 2001; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2019). На *Lathyrus latifolius* L. — ПЗС (Korytnianska et al., 2010). На *L. laxiflorus* (Desf.) O. Kuntze — ГК, ПБК (Heluta, 1984, 1989, 2000; Kuzub, 2000; Dudka et al., 2004; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020). На *L. niger* (L.) Bernh. — ЗЛс, ЛЛс, ПЛс (Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Lavitska, 1949; Heluta, 1989, 2006; Heluta et al., 2016a). На *L. odoratus* L. — ПЛс (Lavitska, 1955). На *L. pisiformis* L. — ЛЛс, ЛП, ПЛс (Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Tselle, 1925; Heluta, 1989). На *L. pratensis* L. — ГК, ЗК, ЗЛс, КЛ, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ПБК, ПЛс, СЗЛС (Wróblewski, 1913; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Illichevskiy, 1938; Kharkevych, 1949; Marchenko, 1963; Heluta, 1984, 1989; Heluta et al., 1987, 2007; Burdyukova et al., 1992; Kuzub, 2000; Dudka et al., 2004, 2009a, 2019). На *L. tuberosus* L. — ДЗЛС, ПЗЛС (Heluta, 1989; Korytnianska et al., 2014a). На *L. vernus* (L.) Bernh. — ЗЛс, ЛЛс (Bukhalo, 1961a; Heluta, 1989). На *Lupinus albus* L. — ЛП (Shekunova, 1970). На *L. angustifolius* L. — КЛ, ЛП, ПЛс, ЦП (Tselle, 1925; Lavitska, 1947; Marchenko, 1963; Shekunova, 1970; Heluta, 1989). На *L. hirsutus* L. — ПЛс (Lavitska, 1950). На *L. luteus* L. — ЗП, КЛ, ЛП, ПЛс (Solomakhina, 1962; Marchenko, 1963; Shekunova, 1970; Heluta, 1989; Heluta et al., 2001; Heluta, Anishchenko, 2021). На *L. perenne* L. — ЛП, ЦП

(Heluta, 1989, 1995). На *L. polyphyllus* Lindl. — 3К, 3П, 3УЛ, КЛ, ЛП, ПЗС, ПЛс, СРЛ, ЦП (Zerova, 1948; Marchenko, 1963; Shekunova, 1970; Lavitska, Morochkovska, 1974 ; Stasevych, 1981; Heluta, 1989, 1995; Solomakhina, Prudenko, 1998; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a, b; Korytnianska et al., 2010; Heluta, Anishchenko, 2021). На *L. varius* L. — ПЛс (Heluta, 1989, 2006). На *Lupinus* spp. — ДЗЛС, 3К, ПЛс (Hrodzinska, 1928; Bohovyk, 1962; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989; Bondarenko-Borisova, 2009). На *Melilotus albus* Medik. — ДЗЛС, 3К, 3Лс, КЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, ПЗЛС, ПЗС, ПКЛ, ПЛс, СЗЛС, ХЛс (Sredinskiy, 1873; Trebu, 1913; Potebnia, 1916; Hrodzinska, 1928; Lavitska, 1939; Kharkevych, 1949; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Lavitska, Morochkovska, 1974 ; Grebenchuk, Sherstniuk, 1975; Kondratyuk et al., 1988; Heluta et al., 1987, 2007; Heluta, 1989, 1999a; Burdyukova et al., 1992; Tkachenko et al., 1998; Holubtsova, 2008b; Dudka et al., 2009a; Korytnianska et al., 2010, 2014a; Korytnianska, Popova, 2014, 2015; Heluta, Tykhonenko, 2017; Kravchuk et al., 2019). На *M. altissimus* Thuill. — ПБК (Léveillé, 1842; Morochkovskiy et al., 1969; Dudka et al., 2004). На *M. coeruleus* Desm. — ЛЛс (Verhovskiy et al., 1932). На *M. dentatus* (Waldst. & Kit.) Pers. — ЛЗС, ХЛс (Heluta, 1989; Burdyukova et al., 1992; Dudka et al., 2009a). На *M. neapolitanus* Ten. — ПБК (Kuzub, 2000). На *M. officinalis* (L.) Pall. — ГК, ДЗЛС, 3К, 3Лс, 3П, КЛ, КрС, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, ПБК, ПЗЛС, ПЗС, ПКЛ, ПЛс, ПС, СЗЛС, ХЛс (Sredinskiy, 1873; Wróblewski, 1912; Trebu, 1913; Kaznovskiy, 1915; Potebnia, 1916; Zweigbaumówna, 1918; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Garbowski, 1922; Tselle, 1925; Hrodzinska, 1928; Verhovskiy et al., 1932; Lavitska, 1947, 1949; Morochkovskiy, 1957; Kharkevych, 1959a; Marchenko, 1963; Morochkovskiy et al., 1969; Lavitska, Morochkovska, 1974 ; Heluta, 1979, 1985b, 1989, 1999a, 2003, 2005, 2006; Heluta et al., 1987, 1992, 2016; Kondratyuk et al., 1988; Heluta, Isikov, 1991; Solomakhina, Prudenko, 1998; Tkachenko et al., 1998; Havrylo, 1999b, 2001; Prydiuk, 2000; Heluta, Isikov, 2004; Dudka et al., 2004, 2009a, 2019; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Korytnianska et al., 2010, 2012, 2014b; Korytnianska, Popova, 2012, 2014; Koroliova, Dmytruk, 2013; Isikov, 2016; Heluta, Tykhonenko, 2017; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020; Heluta, Anishchenko, 2021; Shkurko, 2021); Крим (Isikov et al., 2007).

На *M. wolgicus* Poir. — СЗЛС (Heluta et al., 1987; Heluta, 1989). На *Melilotus* spp. — ГК, ДЗЛС, 3Лс, 3УЛ, КЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, ПБК, ПЗЛС, ПЗС, ПЛс, СЗЛС, ХЛс, ЦП (Kharkevych, 1959a; Heluta et al., 1987, 1992, 2016, 2019b; Heluta, 1989, 2000, 2004, 2006; Tkachenko et al., 1998; Dudka et al., 2004, 2009a; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a; Korytnianska et al., 2014a, b; Heluta, Tykhonenko, 2017). На *Psoralea bituminosa* L. — ПБК (Heluta, 1984, 1989; Heluta, Isikov, 1991; Kuzub, 2000; Dudka et al., 2004). На *Sarothamnus scoparius* (L.) Koch — РЛ (Marchenko, 1976; Kozłowska et al., 2015). На *Securigera varia* (L.) Lassen (лише анаморфа) — ВЛс, ГК, ДЗЛС, 3К, 3Лс, КЛ, КрС, ЛЗЛС, ЛЛс, МП, ПБК, ПЗЛС, ПЗС, ПЛс (Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Marchenko, 1963, 1974a; Heluta et al., 1987, 2016a; Heluta, 1989, 1998a, 2003, 2005; Heluta, Isikov, 1991; Tykhonenko et al., 1994; Kolomiets, 1997; Tkachenko et al., 1998; Dudka et al., 2004, 2009a, 2019; Korytnianska et al., 2010; Kravchuk et al., 2018b). На *Trifolium alpestre* L. — ДЗЛС, 3Лс, ЛЗЛС, ЛЛс, ЛП, ПЗЛС, ПЛс, ХЛс (Potebnia, 1916; Lavitska, 1949; Heluta, 1979, 1989, 2005, 2006; Heluta et al., 1987; Kondratyuk et al., 1988; Solomakhina, Prudenko, 1998; Tkachenko et al., 1998; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a; Korytnianska, Popova, 2012; Heluta, Tykhonenko, 2017). На *T. ambiguum* M. Bieb. — ДЗЛС, СЗЛС (Tykhonenko et al., 1994; Dudka et al., 2009a). На *T. arvense* L. — ГК, ДЗЛС, 3К, 3УЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ПЗС, ПЛс, ЦП (Krupa, 1889; Wróblewski, 1912; Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922; Lavitska, 1949; Marchenko, 1963; Heluta et al., 1987; Heluta, 1989, 1995, 2005, 2006; Solomakhina, Prudenko, 1998; Tkachenko et al., 1998; Prydiuk, 2000; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a; Korytnianska et al., 2010; Heluta, Tykhonenko, 2017; Kravchuk et al., 2018b; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020). На *T. aureum* Poll. — КЛ, ПЛс, СЗЛС (Potebnia, 1916; Lavitska, 1949; Marchenko, 1963; Heluta et al., 1987; Solomakhina, Prudenko, 1998; Heluta, 2006; Dzhagan et al., 2008). На *T. bonnanii* C. Presl — ПЗС (Heluta et al., 1987; Heluta, 1989; Dudka et al., 1999; Korytnianska, Popova, 2014). На *T. borysthenticum* Grun. — 3Лс, ПЛс (Heluta, 1989, 2006; Dzhagan et al., 2008). На *T. campestre* Schreb. — ГК, 3К, 3Лс, КЛ, ЛЛс, ПЛс (Marchenko, 1963; Heluta, 1989, 1998a, 2006; Dudka et al., 1997, 2019; Dzhagan et al., 2008; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020). На *T. dubium*

Sibth. — ЗК, ЗП, КЛ, РЛ, ЦП (Marchenko, 1963; Heluta, 1989, 1995, 1998b; Kozłowska et al., 2015; Dudka et al., 2019; Heluta, Anishchenko, 2021). На *T. elegans* Savi — ЗЛс, ЗП, РЛ (Heluta, 1989, 1998b; Heluta et al., 2016a; Heluta, Anishchenko, 2021). На *T. hybridum* L. — ЗК, КЛ, ПЛс, РЛ, ЦП (Hrodzinska, 1928; Marchenko, 1963; Heluta, 1995; Kozłowska et al., 2015; Dudka et al., 2019). На *T. medium* L. — ГК, ДЗЛС, ЗК, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, ЛЗЛС, ЛЛс, ЛП, ПБК, ПЛс, СЗЛС, ХЛс, ЦП (Raciborski, 1910; Lavitska, 1947, 1949; Kharkevych, 1949, як *T. pratense*; Morochkovskiy, 1957, 1958, як *T. montanum*; Marchenko, 1963; Grebenchuk, Sherstniuk, 1975; Heluta et al., 1987, 2011, 2016, 2018, 2019b; Kondratyuk et al., 1988; Heluta, 1989, 1998a, 2006; Tykhonenko et al., 1994; Dudka et al., 1997, 2004, 2009a, 2019; Solomakhina, Prudenko, 1998; Tkachenko et al., 1998; Kuzub, 2000; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Tykhonenko, Heluta, 2011; Heluta, Tykhonenko, 2017; Heluta, Anishchenko, 2021). На *T. montanum* L. — ЗП, ЛЛс, ЛП, ПЛс (Lavitska, 1955; Morochkovskiy, 1958; Bukhalo, 1961a). На *T. pannonicum* Jacq. — ПЛс (Heluta, 1989). На *T. pratense* L. — ГК, ДЗЛС, ЗК, ЗЛс, ЗП, ЗУЛ, КЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, ПЗЛС, ПЗС, ПЛс, РЛ, СЗЛС, ХЛс, ЦП (Wróblewski, 1912; Trebu, 1913; Kaznovskiy, 1915; Potebnia, 1916; Tselle, 1925; Strakhov, 1926; Morochkovskiy, 1956b; Marchenko, 1963; Lavitska, Morochkovska, 1974; Grebenchuk, Sherstniuk, 1975; Heluta et al., 1987, 2011, 2016, 2018, 2019b; Kondratyuk et al., 1988; Heluta, 1989, 1998b, 1999a, 2006; Burdyukova et al., 1992; Tykhonenko et al., 1994; Tkachenko et al., 1998; Havrylo, 1999b, 2001; Dudka et al., 2004, 2009a, b, 2019; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Korytnianska et al., 2010, 2014a; Tykhonenko, Heluta, 2011; Kozłowska et al., 2015; Kravchuk et al., 2019; Khandyuk, 2020; Yakovlyeva, 2020; Heluta, Anishchenko, 2021; Luchnikova, 2021; Shkurko, 2021; Hleb et al., 2023). На *T. repens* L. — ВЛс, ЗП, ЛЗС, КЛ, ЛП, ПБК, ПЛс, ХЛс (Heluta, 1989, 1998a; Burdyukova et al., 1992; Heluta et al., 1992; Dudka et al., 1997, 2004, 2009a, b; Holubtsova, 2008b; Heluta, Anishchenko, 2021; Luchnikova, 2021). На *T. rubens* L. — ПЛс (Kaznovskiy, 1915). На *T. sativum* (Schreb.) Crome — ЛЛс, ЛП, ПЗС, ПЛс (Heluta, 1989; Holubtsova, 2008b; Dudka et al., 2009a; Korytnianska et al., 2010). На *Trifolium* spp. — ГК, ДЗЛС, ЗЛс, КЛ, КрЛс, ЛЗЛС, ЛЗС, ЛЛс, ПЛс, РЛ, СЗЛС, ЦП (Bukhalo, 1965; Morochkovskiy et al., 1969; Lavitska, Morochkovska,

1974; Heluta et al., 1987, 2016a; Heluta, 1984, 1989, 1995, 2005; Tykhonenko et al., 1994; Prydiuk, 2000; Dudka et al., 2009a, 2019; Prosyannikova et al., 2009, 2012, 2019; Kozłowska et al., 2015; Prosyannikova, Ivakhnenko, 2020). На *Trigonella foenum-graecum* L. — МП (Marchenko, 1974a).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Греція, Данія, Іспанія, Італія, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Португалія, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція; Азія: Азербайджан, Афганістан, Вірменія, Ізраїль, Індія, Ірак, Іран, Казахстан, Киргизстан, Китай, Кіпр, Корея, Ліван, Монголія, Пакистан, Російська Федерація (Сибір, Далекий Схід), Саудівська Аравія, Таджикистан, Туреччина, Туркменістан, Узбекистан, Японія; Африка: Азорські о-ви (Порт.), Ефіопія, Єгипет, Канарські о-ви (Іспанія), Маврикій, ПАР; Північна Америка: Канада, США; Південна Америка: Аргентина; Австралія й Океанія: Австралія, Нова Зеландія.

35. *Erysiphe vanbruntiana* (W.R. Gerard) U. Braun & S. Takam. — еризифе бузинова

Erysiphe vanbruntiana (W.R. Gerard) U. Braun & S. Takam., *Schlechtendalia* 4: 15. 2000. — *Microsphaera vanbruntiana* W.R. Gerard, *Bull. Torrey bot. Club* 6: 31. 1875.

Міцелій двосторонній на листках і на молодих гілочках, білий або сіруватий, плямами, що зливаються в суцільний наліт, переважно цілком вкриває поверхню листкової пластинки, добре розвинений, борошністий, пізніше плівчастий, нерідко щільний, гіфи до 7,5 мкм завтов. Апресорії лопатеві, розташовані по одній або ж супротивно парами, до 8 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхньому боці материнської клітини, приблизно в її середній частині, прямостоячі, до 110 мкм завд., базальні клітини циліндричні, прямі, до 45 мкм завд. Конідії утворюються по одній, еліпсоїдно-циліндричні, до дещо бочкоподібних, (17–)25–45 × 10–19(–22) мкм, відношення довжини до ширини в межах 1,7–2,7, проростки більш-менш термінальні, короткі, їхні апресорії лопатеві. Хазмотеції численні, розкидані або зібрані в групи, коричнево-чорні, напівкулясті, (65–)80–135(–160) мкм у діаметрі. Клітини перидію неправильно багатокутні, до 20 мкм у поперечнику. Придатки

в нижній частині плодового тіла або ж екваторіальні, численні, до 40, прямі, дорівнюють 1,0–1,5 діаметра хазмотецію (до 160 мкм завд.), до 12 мкм завтов., несептовані або ж з однією перегородкою в базальній частині, безбарвні, зрідка коричнюваті біля основи, на кінцях 5–6 разів правильно дихотомічно розгалужені, галузження середньої щільності, з короткими гілочками першого та другого порядків, але значно довшими іншими гілочками, унаслідок чого закінчення придатків виглядають глибоко роздільними, кінцеві гілочки прямі. Сумки нечисленні, до 10, частіше по 3–8, еліпсоїдні, оберненояйцеподібні, переважно на короткій ніжці або без неї, (40–)55–70(–82) × (25–)30–45(–50) мкм, 3–6-спорові, частіше спор 4–5. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних або напівкулястих, (15–)18–30(–32) × 10–16(–18) мкм, безбарвні.

На видах роду *Sambucus* L. (*Viburnaceae* = *Adoxaceae*). Тип на *Sambucus canadensis* L., США.

Поширення в Україні. На *Sambucus nigra* L. — ГК. На *S. racemosa* L. — ДЗЛС, ЗП, КЛ, ЛЗЛС, ЛЛс, ЛП, ПЛс, РЛ, СЗЛС, СРЛ, ХЛс, ЦП (Heluta, Gorlenko, 1981; Heluta, 1981, 1989, 1995, 1998a, b, 1999a, 2005, 2006; Stasevych, 1985a, b; Tkachenko et al., 1998; Havrylo, 1999b; Holubtsova, 2007, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Dudka et al., 2009a, b, 2019; Heluta et al., 2011, 2018, 2019b; Tykhonenko, Heluta, 2011; Kozłowska et al., 2015; Heluta, Anishchenko, 2021; Shkurko, 2021).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Білорусь, Болгарія, Італія, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Швейцарія, Швеція; Азія: Грузія, Китай, Корея, Російська Федерація (Далекий Схід, пд.-зах. Сибір), Японія; Північна Америка: Канада, США.

Примітка. Даний вид проник в Європу з Азії і за один рік повністю охопив ареал *S. racemosa* в Східній Європі, а також потрапив і до інших європейських країн. В Україні вперше зареєстрований у 1979 р. (Heluta, Gorlenko, 1981), зараз звичайний вид, однак трапляється майже виключно на *S. racemosa*.

36. *Erysiphe viburni* Duby — еризифе калинова

Erysiphe viburni Duby, Bot. Gall., Edn 2 (Paris) 2: 872. 1830. — *Microsphaera hedwigii* Lév., Ann. Sci. Nat., Bot., Sér. 3, 15: 155 & 381. 1851. — *Microsphaera sparsa* Howe, J. Bot., Lond. 10: 171. 1872. — *Microsphaera penicillata* f. *viburni* Jacz., Karm.

opred. gribov, 2. Muchn.-ros. griby (Leningrad): 351. 1927. — *Erysiphe hedwigii* (Lév.) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 9. 2000.

Мицелій двосторонній на листках, однак на верхньому боці листової пластинки зрідка, білий, чіткими плямами, найчастіше на нижньому боці, павутинистий, малопомітний, гіфи до 10 мкм завтов. Апрусорії лопатеві чи багатолопатеві, розташовані по одній або ж супротивно парами, до 12 мкм у поперечнику. Конідієносці утворюються на верхньому боці материнської клітини, більш-менш у центральній її частині, прямостоячі, до 130 мкм завд., базальні клітини майже циліндричні, прямі або дещо викривлені в нижній частині, до 85 мкм завд. Конідії утворюються по одній, еліпсоїдні, до яйцеподібних, еліпсоїдно-циліндричні, до циліндричних, 28–42(–48) × (11–)13–20(–23) мкм, відношення довжини до товщини в межах 1,2–2,6, проростки термінальні, короткі до помірно довгих (до 1,5 товщини конідії), їхні апрусорії від цілосних до 7-лопатевих. Хазмотеції головним чином на нижньому боці листової пластинки, численні, розкидані чи зібрані в нечіткі групи, коричнево-чорні, напівкулясті, (60–)75–120(–130) мкм у діаметрі. Клітини перидію нечіткі, неправильно багатокутні, до 30 мкм у поперечнику. Придатки переважно екваторіальні, нечисленні, по 3–10(–12), зрідка більше, жорсткі, прямі або зігнуті, короткі, дорівнюють 1–1,5 діаметра хазмотецію, зрідка трохи коротші або довші, до 10 мкм завтов., несептовані або ж з 1–2 перегородками в нижній частині, безбарвні чи при основі коричнюваті, на кінцях 3–6 разів правильно і щільно дихотомічно галузяться, інколи менш компактні, якщо гілочки першого порядку видовжені, кінцеві гілочки загнуті. Сумки нечисленні, по 2–8, до 10, широкоеліпсоїдні, обернено яйцеподібні, на короткій ніжці або зрідка без неї, 40–65(–75) × 30–45(–60) мкм, переважно 4–7-спорові, інколи спор 3 чи 8. Спори еліпсоїдні до яйцеподібних чи напівкулястих, (15–)18–25(–30) × (10–)11–17(–18) мкм, безбарвні.

На видах роду *Viburnum* L. (*Viburnaceae* = *Adoxaceae*). Тип на *Viburnum opulus* L.

Поширення в Україні. На *Viburnum lantana* L. — ЗЛс, ЗУЛ (Krupa, 1889; Morochkovskiy et al., 1969; Heluta et al., 2014, 2016a). На *V. opulus* L. — ЗЛс, ЗП, КЛ, КрЛс, ЛЗС, ЛЛс, ЛП, ПБК, ПЗС, ПЛс, СЗЛС, ЦП (Namysłowski, 1914; Jaczewski, 1927; Hrodzinska, 1928; Lavitska, 1939;

Morochkovskiy et al., 1969; Heluta, 1989, 1995b, 1999г, 2006; Heluta, Isikov, 1991; Heluta, Minter, 1998f; Dudka et al., 2004, 2009a, 2019; Heluta et al., 2007, 2011, 2016a, 2018, 2019; Holubtsova, 2008b; Dzhagan et al., 2008; Korytnianska et al., 2010; Tykhonenko, Heluta, 2011; Heluta, Anishchenko, 2021). На *V. tinus* L. — ПБК (Heluta, Isikov, 1991; Heluta, Minter, 1998f; Dudka et al., 2004).

Загальне поширення. Європа: Австрія, Бельгія, Білорусь, Болгарія, Велика Британія, Данія, Естонія, Іспанія, Італія, Латвія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Польща, Російська Федерація, Румунія, Сербія, Словаччина, Угорщина, Україна, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція, Туреччина (європ. частина); Азія: Азербайджан, Вірменія, Грузія, Індія, Казахстан, Китай, Корея, Російська Федерація (Алтай, Дал. Схід, Зах. Сибір), Туреччина, Японія; Північна Америка: Канада, США; Австралія й Океанія: Нова Зеландія.

Примітка. До останнього часу для Європи на калині крім *Erysiphe viburni* наводили ще *E. hedwigii* (Lév.) U. Braun & S. Takam. (тип на *V. lantana* L., Франція), який відрізняється насамперед дрібнішими хазмотецями з меншою кількістю придатків та сумок. Однак у результаті молекулярно-філогенетичного дослідження (Bradshaw et al., 2020b) було доведено, що це один і той самий вид, морфологічні варіації якого зумовлені субстратною приуроченістю. У цьому ж дослідженні на основі європейських, північноамериканських та східноазійських зразків борошнесторосяних грибів, зібраних на *V. edule* Raf., *V. tinus* L., *V. odoratissimum* Ker-Gawl. і *V. sieboldii* Miq., описано два нові види — *E. viburniphila* M. Bradshaw та *E. pseudoviburni* Y.J. Choi, H.D. Shin & S. Takamatsu, які раніше були приховані у комплексі *E. viburni*. Теломорфа *E. viburniphila* така ж, як і в *E. viburni*, однак існують морфологічні відмінності в їхніх анаморфах. Гриб знайдено у Швейцарії та США. *Erysiphe pseudoviburni* відрізняється від *E. viburni* удвічі коротшою базальною клітиною конідиеносця та коротшими придатками. Відомий лише в Кореї та Японії.

Erysiphe viburni, очевидно, слід включати до звичайних видів в Україні, особливо в лісових регіонах, однак гриб пропускається через його розвиток переважно на нижньому боці листової пластинки, малопомітний міцелій і невеликі плодові тіла. Як свідчить польовий досвід автора, цей вид є скрізь, де зростає калина, однак його варто шукати в осінній період, коли масово утворюються хазмотеці.

Erysiphe spp.

На *Aesculus hippocastanum* L. — ВЛс (Marchenko, 1976, як *M. penicillata* f. *aesculi* Marcz.). На дослідженому нами зразку є лише тонкий

паутинистий міцелій і декілька хазмотеців. Видова приналежність матеріалу неясна.

На *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klask. — ЗП (Marchenko, 1976; Heluta, Anishchenko, 2021; Hleb et al., 2023). Ці матеріали раніше наводилися як *Microsphaera penicillata* f. *cytisi* Marcz. (Marchenko, 1976) та *Erysiphe caulicola* (Petr.) U. Braun (Heluta, 1989; Hleb et al., 2023). Порівняння всіх зразків свідчить, що вони належать до одного і того ж виду, якого не можна віднести ні до *Erysiphe penicillata* (*M. penicillata*), ні до *E. caulicola*. Очевидно, аналогічний матеріал знайдено і в Сумській обл. (Навгулю, 2001). На видах роду *Chamaecytisus* Link також наводять *E. guarinonii* (Briosi & Cavara) U. Braun & S. Takam. та *E. trifoliorum* (Braun, Cook, 2012), однак матеріали зі Західного Полісся України не можуть належати до цих видів, оскільки хазмотеці гриба мають короткі придатки. Отже, видова приналежність цих зразків залишається невідомою, для визначення їх потрібно застосувати молекулярні методи дослідження. Очевидно, це новий, ще не описаний, вид.

На *Hedysarum candidum* M. Bieb. — ГК. Гриб знайдено лише один раз, на стадії анаморфи (Автономна Республіка Крим, околиця смт Коктебель, 06.06.2007, О. Кузьманенко). Очевидно, належить до *Erysiphe hedysari* (U. Braun) U. Braun & S. Takam.

На *Ilex aquifolium* L. — КрС (Morochkovskiy et al., 1969, як *Microsphaera penicillata* f. *ilicis* Potebnia). Очевидно, була допущена помилка при ідентифікації рослини-живителя, оскільки *Ilex aquifolium* L. в Україні майже не культивується, але нерідко в зелених насадженнях вирощують доволі подібні рослини *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt. та *Quercus ilex* L. Обидві натуралізувалися в Криму й уражуються видами секції *Microsphaera* роду *Erysiphe*.

На *Lonicera caprifolium* — ЗУЛ (м. Чернівці, ботанічний сад, 25.08.2015, І.А. Коротченко). Гриб виявлено лише на стадії анаморфи. Не виключена його приналежність до *Erysiphe lonicerae* DC.

На *Vicia cracca* L. — ЗП (Рівненська обл., Рівненський р-н, м. Березне, вересень 2006 р., В.А. Островська). На видах роду *Vicia* L. в Україні може паразитувати три види борошнесторосяних грибів — *Erysiphe baeumleri*, *E. pisi* та *E. viciae-unijugae*. Ідентифікувати до виду зразок, який містить лише анаморфу гриба, не можливо, тому ми подаємо такий грибок як *Erysiphe* sp.

Додамо, що для Центрального Полісся України наводилися *Microsphaera penicillata* f. *populi* Jacz. та f. *juglandis* Jacz. (Morochkovskiy et al., 1969). Будь-які зразки цих форм чи відповідних їм видів відсутні, пошуки таких грибів в Україні за останні 50 років були безрезультатними.

Дотримання етичних норм

Автор повідомляє про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

В.П. Гелюта:  <https://orcid.org/0000-0001-7849-2162>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Abasova L.V., Aghayeva D.N., Takamatsu S. 2018. Notes on powdery mildews of the genus *Erysiphe* from Azerbaijan. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*, 8(1): 30–53. <https://doi.org/10.5943/cream/8/1/3>
- Akulov O.Yu., Usichenko A.S. 2020. Preliminary data about fungi and fungus-like organisms of the Dnistrovskiy Canyon National Nature Park. *Chornomorski Botanical Journal*, 16(2): 152–170. [Акулов О.Ю., Усиченко А.С. 2020. Попередні відомості про гриби та грибоподібні організми Національного природного парку "Дністровський каньйон". *Чорноморський ботанічний журнал*, 16(2): 152–170]. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2020-16-2-5>
- Ale-Agha N., Bolay A., Braun U., Feige B., Jage H., Kummer V., Lebeda A., Piątek M., Shin H.-D., Zimmermannová-Pastirčáková K. 2004. *Erysiphe catalpae* and *Erysiphe elevata* in Europe. *Mycological Progress*, 3(4): 291–296.
- Arzanlou M., Torbati M., Golmohammadi H. 2018. Powdery mildew on hazelnut (*Corylus avellana*) caused by *Erysiphe corylacearum* in Iran. *Forest Pathology*, 48(5): 1–4. <https://doi.org/10.1111/efp.12450>
- Bakayeva E.A., Dibrova L.S., Morochkovska H.S. 1984. Powdery mildew fungi in the greenhouses of Acad. A.V. Fomin Botanical Garden of the Kyiv University. *Problemy obshchey i Molekulyarnoy Biologii*, 3: 75–78. [Бакаева Е.А., Диброва Л.С., Морочковская Г.С. 1984. Мучнисторосяные грибы закрытого грунта Ботанического сада им. акад. А.В. Фомина Киевского университета. *Проблемы общей и молекулярной биологии*, 3: 75–78].
- Beenken L., Brodtbeck T., De Marchi R. 2019. First record of *Erysiphe corylacearum* on *Corylus avellana* in Switzerland and in central Europe. *New Disease Reports*, 41: 11. <https://doi.org/10.5197/j.2044-0588.2020.041.011>
- Berezky Z., Pintye A., Csontos P., Braun U., Kiss L. 2015. Does the parasite follow its host? Occurrence of morphologically barely distinguishable powdery mildew anamorphs on *Oenothera* spp. in different parts of the world. *Mycoscience*, 56: 267–272. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2014.08.001>
- Bobyak H. 1907. Supplements to the mycology of Eastern Galicia. Fungi in the vicinity of Berezhany. *Zbirnyk matematychno-pryrodopysnolicharskoi sekcii Naukovoho tovarystva imeni Shevchenka*, 11: 1–41. [Бобяк Г. 1907. Причинки до микокології східної Галичини. Гриби околиці Бережан. *Збірник математично-природописно-лікарської секції Наукового товариства імені Шевченка*, 11: 1–41].
- Bohovyk I.V. 1962. Species composition and practical importance of powdery mildew diseases of cultivated plants in the Lviv Region. *Visnyk Lvivskoho Universytetu. Seriya biologichna*, 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].
- Bolay A. 2001. Les Oïdiums des pivoines au Jardin botanique Genève. *Candollea*, 56: 85–96.
- Bolay A. 2005. Les Oïdiums de Suisse (Erysiphacées). *Cryptogamica Helvetica*, 20: 1–173.
- Bolay A., Braun U., Delhey R., Kummer V., Piątek M., Wołczańska A. 2005. *Erysiphe deutziae* — a new epidemic spread in Europe. *Cryptogamie, Mycologie*, 26(4): 193–298.
- Bondarenko-Borisova I.V. 2009. The most common diseases of ornamental plants in the Donetsk Region and methods for their control. *Industrial Botany*, 9: 204–212. [Бондаренко-Борисова И.В. 2009. Наиболее распространенные болезни декоративных растений в Донецкой области и методы их контроля. *Промышленная ботаника*, 9: 204–212].
- Bradshaw M., Braun U., Götz M., Takamatsu S. 2021. Taxonomy and phylogeny of the *Erysiphe lonicerae* complex (*Helotiales, Erysiphaceae*) on *Lonicera* spp. *Fungal Systematics and Evolution*, 7: 49–65. <https://doi.org/10.3114/fuse.2021.07.03>
- Bradshaw M., Braun U., Götz M., Wayne J. II. 2022. Phylogeny and taxonomy of powdery mildew caused by *Erysiphe* species on *Lupinus* hosts. *Mycologia*, 114(3): 76–88. <https://doi.org/10.1080/00275514.2021.1973287>
- Bradshaw M., Braun U., Götz M., Takamatsu S., Brand T., Cabrera M.G., Dirchwolf P., Kummer V., Medina R., Moparthi S., Salcedo-Sarmiento S. 2020a. Contributions to the phylogeny and taxonomy of the *Erysiphaceae* (powdery mildews) — part 1. *Sydowia*, 73: 89–112. <https://doi.org/10.12905/0380.sydowia73-2020-0089>
- Bradshaw M., Braun U., Wang S., Liu S., Feng J., Shin H.-D., Choi Y.J., Takamatsu S., Bulgakov T.S., Tobin P.C. 2020b. Phylogeny and taxonomy of powdery mildew on *Viburnum* species. *Mycologia*, 112(3): 616–632. <https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1739508>
- Bratus V.N. 1949. The main diseases of tree species of the Bakhchisarai forestry of the Crimean Region. In: *Trudy Kievskogo sel'skokhozyaystvennogo instituta*, 5: 270–279. [Братусь В.Н. 1949. Главнейшие болезни древесных пород Бахчисарайского лесхоза Крымской области. *Труды Киевского сельскохозяйственного института*, 5: 270–279].

- Braun U. 1987. A monograph of the *Erysiphales* (powdery mildews). *Beihefte zur Nova Hedwigia*, 89: 1–700.
- Braun U., Ale-Agha N., Bolay A., Boyle H., Brielmaier-Liebetanz U., Emgenbroich D., Kruse J., Kummer V. 2009. New records of powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*). *Schlechtendalia*, 19: 39–46.
- Braun U., Cook R.T.A. 2012. *Taxonomic manual of the Erysiphales (powdery mildews)*. Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 707 pp.
- Braun U., Delhey R., Dianese J.C., Hosagoudar V.B. 2006. Miscellaneous notes on biotrophic micromycetes. *Schlechtendalia*, 14: 85–97.
- Braun U., Kruse J., Wolcan S.M., Murace M. 2010. Three new species of the genus *Erysiphe* (*Ascomycota*, *Erysiphales*) on legumes and some new combinations. *Mycotaxon*, 112: 173–187. <https://doi.org/10.5248/112.173>
- Bukhalo A.S. 1961a. Mycological studies in the forests of the region of the middle part of the Vorskla River course. *Ukrainian Botanical Journal*, 18(1): 104–113. [Бухало А.С. 1961а. Мікологічні дослідження в лісах району середньої течії р. Ворскли. *Український ботанічний журнал*, 18(1): 104–113].
- Bukhalo A.S. 1961b. Mycological features of the forests of the middle part of the Vorskla River course. *Ukrainian Botanical Journal*, 18(41): 113–120. [Бухало А.С. 1961b. Мікологічна характеристика лісів середньої течії р. Ворскли. *Український ботанічний журнал*, 18(41): 113–120].
- Bukhalo A.S. 1965. Fungi of some forest plant communities of the Left-bank Ukraine. In: *IV Simpozium pribaltiyskikh mikologov i likhenologov*. Tartu, pp. 29–33. [Бухало А.С. 1965. Грибы некоторых лесных фитоценозов Левобережной Украины. В сб.: *IV Симпозиум прибалтийских микологов и лишенологов*. Тарту, с. 29–33].
- Bulgakov T.S. 2018. Invasions of alien phytopathogenic fungi in the south of the European part of Russia in the 21st century: powdery mildew fungi on trees and shrubs. In: *X Chteniya pamyati O.A. Kataeva. Dendrobiontnye bespozvonochnye zhivotnye i griby i ikh rol v lesnykh ekosistemakh*, t. 2. *Fitopatogennyye griby, voprosy patologii i zashchity lesa: materialy mezhdunarodnoy konferentsii*. Sankt-Peterburg: SPbGLTU, с. 11–12. [Булгаков Т.С. 2018. Инвазии чужеродных фитопатогенных грибов на юге европейской части России в XXI веке: мучнисторосяные грибы на деревьях и кустарниках. В кн.: *X Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах*, т. 2. *Фитопатогенные грибы, вопросы патологии и защиты леса: материалы международной конференции (Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г.)*. Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, с. 11–12].
- Burdyukova L.I., Heluta V.P., Dudka I.A., Tykhonenko Yu.Ya. 1992. Phytotrophic obligate parasitic fungi of the Black Sea State Biosphere Reserve. In: *Prirodnye komplekсы Chernomorskogo gosudarstvennogo biosfernogo zapovednika*. Kiev: Naukova Dumka, pp. 11–18. [Бурдюкова Л.И., Гелюта В.П., Дудка И.А., Тихоненко Ю.Я. 1992. Фитотрофные облигатные грибы-паразиты Черноморского государственного биосферного заповедника. В кн.: *Природные комплексы Черноморского государственного биосферного заповедника*. Киев: Наукова думка, с. 11–18].
- Chinan V.C., Mânzu C.C. 2018. Distribution, incidence and severity of the catalpa powdery mildew caused by *Erysiphe elevata* in North-Eastern Romania. *Notulae Scientia Biologicae*, 10(4): 614–617. <https://doi.org/10.15835/nsb10410374>
- Chinan V.C., Mânzu C.C. 2021. Occurrence of *Erysiphe corylacearum* causing powdery mildew of *Corylus avellana* in Romania. *Forest Pathology*, 51(3): e12681. <https://doi.org/10.1111/efp.12681>
- Chmielewski Z. 1910. Zapiski grzyboznawcze z Czarnej Hory. *Kosmos*, 35(7/9): 804–813.
- Cho S.-E., Takamatsu S., Meeboon J., Shin H.-D. 2014. *Erysiphe magnoliicola*, a new powdery mildew on *Magnolia*. *Mycotaxon*, 129(1): 153–161. <https://doi.org/10.5248/129.153>
- Churakov V.P., Mitrofanova N.A., Kornilin K.E., Romanova T.A. 2014. Micromycetes of the forests of the Kandalinsky and Kuzovatovsky forestries of the Ulyanovsk Region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*, 161(3): 896–899. [Чураков В.П., Митрофанова Н.А., Корнилин К.Е., Романова Т.А. 2014. Микромицеты лесов Кандалинского и Кузоватовского лесничеств Ульяновской области. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*, 161(3): 896–899].
- Churakov V.P., Khusein E.S., Selchuk F., Kornilin K.E., Romanova T.A. 2015. Preliminary synopsis of the mycobiota of micromycetes in the forests of the Ulyanovsk Region. In: *Bioraznoobrazie i ekologiya gribov i gribopodobnykh organizmiv severnoy Evrazii: materialy Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*. Ekaterinburg: Izd-vo Uralskogo universiteta, pp. 273–276. [Чураков В.П., Хусейн Э.С., Сельчук Ф., Корнилин К.Е., Романова Т.А. 2015. Предварительный конспект микобиоты микромицетов лесов Ульяновской области. В сб.: *Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии: материалы Всероссийской конференции с международным участием, Екатеринбург, 20–24 апреля 2015 г.* Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, с. 273–276].
- Cook R.T.A., Henricot B., Henrici A., Beales P. 2006. Morphological and phylogenetic comparisons amongst powdery mildews on *Catalpa* in UK. *Mycological Research*, 110: 672–685. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2006.02.005>
- Cook R.T.A., Henricot B., Kiss L. 2004. First record of *Erysiphe elevata* on *Catalpa bignonioides* in the UK. *Plant Pathology*, 53: 807. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2004.01077.x>
- Czerniawska B., Madej T. 1998. Maczniaki prawdziwe występujące na berberysie, mahonii i snieguliczcze w polnocno-zachodniej Polsce. *Ochrona Roslin*, 42(6): 12.

- Czerniawska B., Madej T., Adamska I., Blaszkowski J., Tadych M. 2000. *Erysiphales* and their hyperparasite, *Ampelomyces quisqualis*, of the Drawsko Landscape Park, Poland. *Acta Mycologica*, 35: 79–84. <https://doi.org/10.5586/am.2000.009>
- Dekenbakh K.N., Korenev M.S. 1927. Materials for the study of powdery mildew of special crops of the Crimea. *Bolezni rasteniy*, 16(2): 155–160. [Декенбах К.Н., Коренев М.С. 1927. Материалы для изучения мучнистой росы специальных культур Крыма. *Болезни растений*, 16(2): 155–160].
- Denchev C.M. 2008. New records of fungi, fungus-like organisms, and slime moulds from Europe and Asia: 1–6. *Mycologia Balcanica*, 5: 93–96.
- Desprez-Loustau M.L., Massot M., Feau N., Fort T., de Vicente A., Torés J.A., Ortuño D.F. 2017. Further support of conspecificity of oak and mango powdery mildew and first report of *Erysiphe quercicola* and *Erysiphe alphitoides* on mango in mainland Europe. *Plant Disease*, 101: 1086–1093. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-17-0116-RE>
- Dobrovolskiy M.E. 1914. Observations on parasitic fungi in the Podolsk Province. *Bolezni rasteniy*, 4–5: 139–146. [Добровольский М.Е. 1914. Наблюдения над паразитическими грибами Подольской губернии. *Болезни растений*, 4–5: 139–146].
- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Holubtsova Yu.I., Kryvomaz T.I., Dzhagan V.V., Leontyev D.V., Akulov O.Yu., Syvokon O.V. 2009a. *Fungi of reserves and national nature parks of the Left Bank of Ukraine*. Vol. 2. Kyiv: Aristey, 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., Леонтьев Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. 2009а. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*. Т. 2. Київ: Арістей, 428 с.].
- Dudka I.O., Heluta V.P., Hayova V.P., Merezhko T.O., Tykhonenko Yu.Ya., Andrianova T.V., Wasser S.P. 1997. Fungi. In: *Bioriznomanitnyta Karpatskoho biosferneho zapovidnyka*. Kyiv: Interekotsentr, pp. 163–182; 527–544. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Гайова В.П., Мережко Т.О., Тихоненко Ю.Я., Андріанова Т.В., Вассер С.П. 1997. Гриби. У кн.: *Біорізноманітність Карпатського біосферного заповідника*. Київ: Інтерекоцентр, с. 163–182; 527–544].
- 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. *Fungi of reserves and national nature parks of the Ukrainian Carpathians*. 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., Щербакова 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. 1999. Fungi. In: *Biodiversity of the Danube Biosphere Reserve, conservation and management*. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 124–125, 519–521. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я. 1999. Гриби. У кн.: *Біорізноманітність Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління*. Київ: Наукова думка, с. 124–125, 519–521].
- 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 nature zones of Crimea*. Kyiv: Fitosociocentr, 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.].
- Dudka I.O., Prydiuk M.P., Holubtsova Yu.I., Andrianova T.V., Karpenko K.K. 2009b. *Fungi and fungus-like organisms of the Desniansko-Starohutskiy National Nature Park*. Sumy: Universytetska knyha, 223 pp. [Дудка І.О., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Андріанова Т.В., Карпенко К.К. 2009б. *Гриби та грибоподібні організми Національного природного парку "Деснянсько-Старогутський"*. Суми: Університетська книга, 223 с.].
- Dzhagan V.V., Prudenko M.M., Heluta V.P. 2008. *Fungi of the Kaniv Nature Reserve*. Kyiv: Kyivskiy universytet, 271 pp. [Джаган В.В., Пруденко М.М., Гелюта В.П. 2008. *Гриби Канівського природного заповідника*. Київ: Київський університет, 271 с.].
- Dzyunenko E.A., Prosyannikova I.B. 2013. Phytotrophic obligate-parasitic micromycetes of the Levadki protected tract. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 8: 17–25. [Дзюненко Е.А., Просьянникова И.Б. 2013. Фитотрофные облигатно-паразитные микромицеты заповедного урочища "Левадки". *Экосистемы, их оптимизация и охрана*, 8: 17–25].
- Erper I., Ozer G., Kalkan C., Turkkan M. 2018. First report of powdery mildew caused by *Erysiphe elevata* on *Catalpa bignonioides* in Turkey. *Journal of Plant Pathology*, 101: 195. <https://doi.org/10.1007/s42161-018-0146-3>
- Ganeshin S.S., Bondartseva-Monteverde V.N. 1922. To the mycological flora of the Poltava Province. Fungi collected by S.S. Ganeshin in 1916–1917 and identified by V.N. Bondartseva-Monteverde. *Materialy po mikologicheskomu obsledovaniiyu Rossii*, 5(4): 1–32. [Ганешин С.С., Бондарцева-Монтеверде В.Н. 1922. К микологической флоре Полтавской губ. Грибы, собранные С.С. Ганешиным в 1916–1917 гг. и обработанные В.Н. Бондарцевой-Монтеверде. *Материалы по микологическому обследованию России*, 5(4): 1–32].
- Garbowski L. 1922. Grzybki pasorzytnicze okolic Smily z. Kijowskiej. *Pamiętnik Fizjograficzny, Botanica*, 26(2): 1–11.
- Garbowski L. 1924. Les micromycètes de la Crimée et des districts limitrophes de la Russie méridionale en considération spéciale des parasites des arbres et des arbrisseaux fruitiers. *Bulletin trimestrial de la Societe Mycologique de France*, 39(4): 227–260.

- Girzhyska Z. 1926. Fungi that were collected during the autumn of 1925 and the spring and summer of 1926. *Visnyk Kyivskoho botanichnoho sadu*, 4: 22–33. [Гіжицька З. 1926. Гриби що було зібрано протягом осені 1925 та весни й літа 1926 років. *Вісник Київського ботанічного саду*, 4: 22–33].
- Girzhyska Z. 1929. Materials for the mycoflora of Ukraine. *Visnyk Kyivskoho botanichnoho sadu*, 9: 92–101.
- Gorkovenko A.A., Prosyannikova I.B. 2014. Obligate-parasitic mycobiota of plants in the Tash-Dzhargan tract (Crimea, Ukraine). In: *Biologichni doslidzhennya — 2014: Zbirnyk naukovykh prats V vseukrainskoi naukovy-praktychnoi konferentsii molodykh uchennykh i studentiv*. Zhytomyr: Vydavnytstvo ZhDU im. I. Franka, pp. 34–38. [Горковенко А.А., Просяникова И.Б. 2014. Обязатно-паразитическая микобиота растений урочища Таш-Джарган (Крым, Украина). В сб.: *Биологичні дослідження — 2014: Збірник наукових праць V Всеукраїнської науково-практичної конференції молодих учених і студентів (м. Житомир, 4–5 березня 2014 р.)*. Житомир: Видавництво ЖДУ ім. І. Франка, с. 34–38].
- Grebenchuk E.A., Sherstniuk L.K. 1975. Powdery mildew fungi of the Kharkiv Region. *Vestnik Kharkovskogo Universiteta. Biologiya*, 7(126): 26–31. [Гребенчук Е.А., Шерстнюк Л.К. 1975. Мучнисто-росяные грибы Харьковской области. *Вестник Харьковского университета. Биология*, 7(126): 26–31].
- Havrylo O.I. 1999a. Obligately parasitic phytotrophic micromycetes on rare plants of the Sumy geobotanical district. *Ukrainskyi Fitotsenolohichnyi Zbirnyk. Seriya A. Fitotsotsiologiya*, 1–2 [12–13]: 228. [Гаврило О.І. 1999а. Облігатно паразитні фітотрофні мікроміцети на рідкісних рослинах Сумського геоботанічного округу. *Український фітоценологічний збірник. Серія А. Фітосоціологія*, 1–2 [12–13]: 228].
- Havrylo O.I. 1999b. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) of the northern part of the Kharkiv Forest Steppe. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(4): 434–440. [Гаврило О.І. 1999b. Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*) північної частини Харківського Лісостепу. *Український ботанічний журнал*, 56(4): 434–440].
- Havrylo O.I. 1999c. Fungi of the order *Erysiphales* of the Krasnopilla-Trostanets geobotanical district. In: *Aktualni pytan-nya botaniky ta ekologii: Matersaly konferentsii molodykh vchenykh-botanikiv Ukrainy*. Nizhyn: Nauka-servis, 1999b, pp. 26–27. [Гаврило О.І. 1999c. Гриби порядку *Erysiphales* Краснопільсько-Тростянецького геоботанічного району. У зб.: *Актуальні питання ботаніки та екології: Матеріали конференції молодих вчених-ботаніків України. Ніжин, 14–17 вересня 1999 р.* Ніжин: Наука-сервіс, с. 26–27].
- Havrylo O.I. 2001. Obligate-parasitic phytotrophic micromycetes (*Erysiphales*, *Uredinales*) of meadow steppes of the Sumy geobotanical district. *Ukrainian Botanical Journal*, 58(5): 550–557. [Гаврило О.І. 2001. Облігатнопаразитні фітотрофні мікроміцети (*Erysiphales*, *Uredinales*) лучних степів Сумського геоботанічного округу. *Український ботанічний журнал*, 58(5): 550–557].
- Heluta V.P. 1979. Powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*) in the plant communities of the Provallysky Steppe Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 36(5): 476–478. [Гелюта В.П. 1979. Борошнисто-росяні гриби (*Erysiphaceae*) в фітоценозах заповідника "Провальський степ". *Український ботанічний журнал*, 36(5): 476–478].
- Heluta V.P. 1981. New species of the genus *Microsphaera* Lév. for the mycoflora of the Ukrainian SSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 38(6): 50–52. [Гелюта В.П. Нові для мікофлори УРСР види роду *Microsphaera* Lév. *Український ботанічний журнал*, 38(6): 50–52].
- Heluta V.P. 1984. Powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*) of the Yalta Mountain-Forest State Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 41(6): 47–51. [Гелюта В.П. 1984. Борошнисто-росяні гриби (*Erysiphaceae*) Ялтинського гірсько-лісового державного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 41(6): 47–51].
- Heluta V.P. 1985a. On the taxonomy and distribution of the fungus *Microsphaera ornata* U. Braun (*Erysiphaceae*) in the USSR. *Mikologiya i fitopatologiya*, 19(2): 119–124. [Гелюта В.П. 1985а. К систематике и распространению в СССР гриба *Microsphaera ornata* U. Braun (*Erysiphaceae*). *Микология и фитопатология*, 19(2): 119–124].
- Heluta V.P. 1985b. The species composition of powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*) of the Karadag State Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 42(5): 36–39. [Гелюта В.П. 1985b. Видовий склад борошнисто-росяних грибів (*Erysiphaceae*) Карадазького державного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 42(5): 36–39].
- Heluta V.P. 1986. Distribution of powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*) by plant groups of the Karadag State Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 43(6): 12–15. [Гелюта В.П. 1986. Розподіл борошнисто-росяних грибів (*Erysiphaceae*) за рослинними угрупованнями Карадазького державного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 43(6): 12–15].
- Heluta V.P. 1989. *Flora of fungi of Ukraine. Powdery mildew fungi*. Kyiv: Naukova Dumka, 256 pp. [Гелюта В.П. 1989. *Флора грибів України. Мучнисторосяные грибы*. Киев: Наукова думка, 256 с.].
- Heluta V.P. 1995. Species composition of powdery mildew fungi of the Central Polissia of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 52(4): 486–495. [Гелюта В.П. 1995. Видовий склад борошнисторосяних грибів Центрального Полісся України. *Український ботанічний журнал*, 52(4): 486–495].
- Heluta V.P. 1998a. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) of the Carpathian Biosphere Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 55(1): 66–74. [Гелюта В.П. 1998а. Борошнисторосяні гриби (порядок *Erysiphales*) Карпатського біосферного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 55(1): 66–74].
- Heluta V.P. 1998b. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) of the Rostochchia Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 55(4): 359–363. [Гелюта В.П. 1998b. Борошнисторосяні гриби (порядок *Erysiphales*) заповідника "Розточчя". *Український ботанічний журнал*, 55(4): 359–363].

- Heluta V.P. 1999a. Powdery mildew fungi of the northwestern part of the Left Bank Grass-Meadow Steppe of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(1): 50–57. [Гелюта В.П. 1999а. Борошнисторосяні гриби північно-західної частини Лівобережного злаково-лучного Степу України. *Український ботанічний журнал*, 56(1): 50–57].
- Heluta V.P. 1999b. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) of the Southern coast of Crimea. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(5): 478–483. [Гелюта В.П. 1999б. Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*) Південного берега Криму. *Український ботанічний журнал*, 56(5): 478–483].
- Heluta V.P. 2000. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) of the Mountain Crimea. 2000. *Ukrainian Botanical Journal*, 57(5): 552–560. [Гелюта В.П. 2000. Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*) Гірського Криму. *Український ботанічний журнал*, 57(5): 552–560].
- Heluta V.P. 2003. Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*) of the steppe part of the Crimea. *Ukrainian Botanical Journal*, 60(3): 298–305. [Гелюта В.П. 2003. Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*) степової частини Криму. *Український ботанічний журнал*, 60(3): 298–305].
- Heluta V.P. 2004. Analysis of the species composition of powdery mildew fungi in the Karadag Nature Reserve. In: *Karadag. Istoriya, geologiya, botanika, zoologiya. Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyi 90-letiyu Karadagskoy nauchnoy stantsii i 25-letiyu Karadagskogo prirodnogo zapovednika NAN Ukrainy. Book 1*. Simferopol: Sonat, pp. 124–130. [Гелюта В.П. 2004. Аналіз видового складу мучнисторосяних грибів Карадагського природного заповідника. В сб.: *Карадаг. Історія, геологія, ботаніка, зоологія. Сборник наукових трудов, посвящений 90-літтю Карадагської наукової станції і 25-літтю Карадагського природного заповідника НАН України. Книга 1*. Симферополь: Сонат, с. 124–130].
- Heluta V.P. 2005. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) of the Luhansk Nature Reserve. In: *Zbirnyk naukovykh prats Luhanskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu. Seriya Biologichni nauky. Spetsialnyi vypusk "Bioriznomanitnist Luhanskoho pryrodnogo zapovidnyka NAN Ukrainy"*, 56(79): 93–109. [Гелюта В.П. 2005. Борошнисторосяні 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. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) of the Kaniv Nature Reserve. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 12(2): 23–32. [Гелюта В.П. 2006. Борошнисторосяні гриби (порядок *Erysiphales*) Канівського природного заповідника. *Заповідна справа в Україні*, 12(2): 23–32].
- Heluta V.P. 2022. A critical revision of the powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) of Ukraine: *Arthrocladiella* and *Blumeria*. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(4): 205–220. [Гелюта В.П. 2022. Критичний перегляд видового складу борошнисторосяних грибів (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) України: *Arthrocladiella* та *Blumeria*. *Український ботанічний журнал*, 79(4): 205–220]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.04.205>
- Heluta V.P. 2023. A critical revision of the powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) of Ukraine: *Erysiphe* sect. *Erysiphe*. *Ukrainian Botanical Journal*, 80(1): 21–63. [Гелюта В.П. 2023. Критичний перегляд видового складу борошнисторосяних грибів (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) України: *Erysiphe* sect. *Erysiphe*. *Український ботанічний журнал*, 80(1): 21–63]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.01.021>
- Heluta V.P., Andrianova T.V. 1984. Phytopathogenic philophilic and herbophilic fungi of the Karadag State Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 41(4): 33–37. [Гелюта В.П., Андріанова Т.В. 1984. Фітопатогенні філофільні та гербофільні гриби Карадагського державного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 41(4): 33–37].
- Heluta V.P., Anishchenko I.M. 2021. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*, *Ascomycota*) of the Western Polissia of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(6): 381–398. [Гелюта В.П., Аніщенко І.М. 2021. Борошнисторосяні гриби (*Erysiphales*, *Ascomycota*) Західного Полісся України. *Український ботанічний журнал*, 78(6): 381–398]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.381>
- Heluta V.P., Dzyunenko O.O., Cook R.T.A., Isikov V.P. 2009. New records of *Erysiphe* species on *Catalpa bignonioides* in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 66(3): 346–353.
- Heluta V.P., Fokshei S.I. 2020. New records of an alien fungus *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales*, *Ascomycota*) in Ukraine. *Plant & Fungal Research*, 3(1): 11–17.
- Heluta V.P., Gorlenko M.V. 1981. On the systematics and distribution of *Microsphaera van-bruntiana* Ger. in the European part of the USSR. *Vyulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy*, 86(3): 117–124. [Гелюта В.П., Горленко М.В. 1981. К систематике и распространению *Microsphaera van-bruntiana* Ger. в европейской части СССР. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 86(3): 117–124].
- Heluta V.P., Gorlenko M.V. 1984. *Microsphaera palczewskii* Jacz. in USSR. *Mikologiya i fitopatologiya*, 18(3): 177–182. [Heluta V.P., Gorlenko M.V. 1984. *Microsphaera palczewskii* Jacz. в СССР. *Микология и фитопатология*, 18(3): 177–182].
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2014. Species diversity of fungi of the Podilski Tovtry National Nature Park. In: *Rehionalni aspekty florystychnykh i faunistychnykh doslidzhen: Materialy Pershoi mizhnarodnoi naukovo-praktychnoi konferentsii*. Chernivtsi: Drukart, 2014, pp. 23–27. [Гелюта В.П., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я. 2014. Видова різноманітність грибів Національного природного парку "Подільські Товтри". У зб.: *Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: Матеріали Першої міжнародної науково-практичної конференції (10–12 квітня 2014 р., м. Хотин)*. Чернівці: Друкарт, 2014, с. 23–27].

- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2016a. Powdery mildews, xylophilic ascomycota and rust fungi of the Podilski Tovtry National Nature Park. In: *Botany and mycology: modern horizons: Collection of papers devoted to the 90th 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. 2016а. Борошнистороссяні, ксилотрофні сумчасті та іржасті гриби Національного природного парку "Подільські Товтри". У 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. Fungi of the Cheremoskyi National Nature Park. *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. Fungi of the Gorgany Nature Reserve. *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., Isikov V.P. 1991. Powdery mildew fungi of the State Nikita Botanical Garden. *Ukrainian Botanical Journal*, 48(4): 68–71. [Гелюта В.П., Ісіков В.П. 1991. Борошнистороссяні гриби Державного Нікітського ботанічного саду. *Український ботанічний журнал*, 48(4): 68–71].
- Heluta V.P., Isikov V.P. 2004. Fungi. In: *Karadag. Istoriya, geologiya, botanika, zoologiya. Sbornik nauchnykh trudov, posvyaschennyi 90-letiyu Karadagskoy nauchnoy stantsii i 25-letiyu Karadagskogo prirodnogo zapovednika NAN Ukrainy. Book 1*. Simferopol: Sonat, pp. 149–160. [Гелюта В.П., Ісіков В.П. 2004. Гриби. В кн.: *Карадаг. Історія, геологія, ботаніка, зоологія. Сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. Книга 1*. Симферополь: Сонат, с. 149–160].
- Heluta V.P., Korytnianska V.G., Akata I. 2013. Distribution of *Erysiphe platani* (*Erysiphales*) in Ukraine. *Acta Mycologica*, 48(1): 105–112. <http://dx.doi.org/10.5586/am.2013.012>
- Heluta V.P., Makarenko N.V., Al-Maali G.A. 2019a. First records of *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales*, *Ascomycota*) on *Corylus avellana* in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 252–259. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.252>
- Heluta V.P., Marchenko P.D. 1987. *Microsphaera russellii* Clint. in Peck., a new species of powdery mildew fungus (*Erysiphaceae*) for the USSR. *Mikologiya i fitopatologiya*, 21(2): 122–124. [Гелюта В.П., Марченко П.Д. 1987. *Microsphaera russellii* Clint. in Peck. — новый для СССР вид мучнисторосяного гриба (*Erysiphaceae*). *Микология и фитопатология*, 21(2): 122–124].
- Heluta V.P., Merezhko T.O., Smyk L.V. 1992. Micromycetes of the Askanian Dendrological Park. *Ukrainian Botanical Journal*, 49(6): 50–54. [Гелюта В.П., Мережко Т.О., Смик Л.В. 1992. Мікроміцети асканійського дендрологічного парку. *Український ботанічний журнал*, 49(6): 50–54].
- Heluta V.P., Minter D.W. 1998a. *Microsphaera palczewskii*. *IMI Descriptions of Fungi and Bacteria*, 138(1375): 1–3.
- Heluta V.P., Minter D.W. 1998b. *Microsphaera sparsa*. *IMI Descriptions of Fungi and Bacteria*, 138(1376): 1–3.
- Heluta V.P., Prydiuk M.P., Zykova M.O., Tykhonenko Yu.Ya., Shevchenko M.V., Akulov O.Yu., Mnyukh O.V. 2019b. Fungi of the Male Polissia National Nature Park. *Chornomorskyi 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. 2019б. Гриби Національного природного парку "Мале Полісся". *Чорноморський ботанічний журнал*, 15(3): 275–296]. <http://dx.doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-3-6>
- Heluta V.P., Siahhaan S.A.S., Takamatsu S. 2016b. *Erysiphe symphoricarpi* (*Erysiphales*), the first record in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(6): 604–611. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.06.604>
- Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2017. A checklist of fungi of the Kamyani Mohyly Reserve. In: *Pryrodna ta istoryko-kulturna spadshchyna rayonu zapovidnyka "Kam'iani Mohyly": naukovi pratsi vseukrainskoi naukovo-praktychnoi konferentsii. Zarozhzhzha: Dyke pole*, pp. 127–143. [Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я. 2017. Критичний список грибів заповідника "Кам'яні Могили". У 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., Burdyukova L.I., Dudka I.A. 1987. *Parasitic fungi of the steppe zone of Ukraine*. Kiev: Naukova Dumka, 279 pp. [Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Бурдюкова Л.І., Дудка І.А. 1987. *Паразитные грибы степной зоны Украины*. Киев: Наукова думка, 279 с.].
- Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Umanets O.Yu. 2007. Powdery mildew and rust fungi of the Volyzhyn Forest (Black Sea Biosphere Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine). *Ukrainian Botanical Journal*, 64(5): 693–702. [Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Уманець О.Ю. 2007. Борошнистороссяні та іржасті гриби Волижиного лісу (Чорноморський біосферний заповідник НАН України). *Український ботанічний журнал*, 64(5): 693–702].
- Heluta V.P., Umanets O.Yu. 1988. Causes and possible consequences of oak drying in the Black Sea State Biosphere Reserve of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 45(6): 66–68. [Гелюта В.П., Уманець О.Ю.

1988. Причини й можливі наслідки засихання дуба в Чорноморському державному біосферному заповіднику АН УРСР. *Український ботанічний журнал*, 45(6): 66–68].
- Heluta V.P., Vakarenko L.P., Dubyna D.V., Bezusko L.H., Virchenko V.M., Vrona I.S., Hayova V.P., Demchenko E.M., Ilyin L.V., Kotenko A.H., Mykhaylyuk T.I., Petlovanyi O.A., Khumyn M.V., Tsarenko P.M. 2001. *Lyubche tract. Nature conditions, biodiversity, conservation and management*. 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., Ільїн 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.]
- Heluta V.P., Voytyuk S.O., Chumak P.Ya. 2004. *Microsphaera azaleae* U. Braun, a new species of powdery mildew fungus (*Erysiphales*) for Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(2): 27–33. [Гелюта В.П., Войтюк С.О., Чумак П.Я. 2004. *Microsphaera azaleae* U. Braun — новий для України вид борошнисторосяного гриба (*Erysiphales*). *Український ботанічний журнал*, 61(2): 27–33].
- Henricot V. 2009. Recently introduced diseases of ornamental plants. *The Plantsman*: 216–223.
- Hleb R., Heluta V., Vysotska O., Bezsmertna O., Merlenko N., Gerasymchuk G., Derkach V., Babytskiy A. 2023. Fungi and fungi-like organisms of the Kiverts National Nature Park "Tsumanska Pushcha". *Plant Introduction*, 97/98: 3–17. <https://doi.org/10.46341/PI2022014>
- Holubtsova Yu.I. 2007. *Phytopathogenic micromycetes of Novhorod-Siverskyi Polissia*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 26 pp. [Голубцова Ю.І. *Фітопатогенні мікроміцети Новгород-Сіверського Полісся*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.24 "Мікологія". Київ, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 26 с.]
- Holubtsova Yu.I. 2008a. Phytopathogenic micromycetes of the main forest-forming species of Novhorod-Ssverskiy Polissya. In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii. Materialy 2-go Syezda mikologov Rossii*. Vol. 2. Moscow: Natsionalnaya akademiya mikologii, p. 59. [Голубцова Ю.І. 2008а. Фітопатогенні мікроміцети основних лесобразующих пород Новгород-Северского Полесья. В сб.: *Современная микология в России. Материалы 2-го Съезда микологов России*. Том 2. Москва: Национальная академия микологии, с. 59].
- Holubtsova Yu.I. 2008b. *Phytopathogenic micromycetes of the northeastern part of Ukraine*. Sumy: SumDPU im. A.S. Makarenka, 188 pp. [Голубцова Ю.І. 2008б. *Фітопатогенні мікроміцети північно-східної частини України*. Суми: СумДПУ ім. А.С. Макаренка, 188 с.]
- Hrodzinska V.P. 1928. Materials for the mycoflora of Bila Tserkva district. *Trudy Bilotserkivskoho krajeznavchoho tovarystva*, 4. [Гродзінська В.П. 1928. Матеріали до грибної флори Білоцерківщини. *Труди Білоцерківського краєзнавчого товариства*, 4].
- Illichevskiy S. 1938. Phytopathological collections in the Ukrainian SSR. In: *Zbirnyk prats, prysvyachenykh pam'yati akademika O.V. Fomina*. Kyiv: Vyd-vo AN URSR, pp. 149–157. [Іллічевський С. 1938. Фітопатологічні збори в УРСР. *Збірник праць, присвячених пам'яті академіка О.В. Фоміна*. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 149–157].
- Ing V. 2000. *Microsphaera azaleae*, the perfect state of the *Rhododendron* mildew in England. *Mycologist*, 14(4): 165. [https://doi.org/10.1016/S0269-915X\(00\)80033-6](https://doi.org/10.1016/S0269-915X(00)80033-6)
- Inman A.J., Cook R.T.A., Beales P.A. 2000. A contribution to the identity of rhododendron powdery mildew in Europe. *Journal of Phytopathology*, 148(1): 17–27. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.2000.00456.x>
- Isachenko B. 1896. About parasitic fungi of the Kherson Province. *Botanicheskie zapiski Sankt-Peterburgskogo universiteta*, 5(12, kn. 2): 219–244. [Исаченко Б. 1896. О паразитных грибах Херсонской губернии. *Ботанические записки Санкт-Петербургского университета*, 5(12, кн. 2): 219–244].
- Isayeva O.V. 1952. Fungal diseases of tree and shrub forest species of the Middle Transnistrian region. *Ukrainian Botanical Journal*, 9(2): 36–43. [Исаева О.В. Грибні хвороби деревних та чагарникових лісових порід середньої Наддністрянщини. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 9(2): 36–43].
- Isikov V.P. 1977. Phytopathogenic fungi on trees and shrubs in steppe Crimea. *Ukrainian Botanical Journal*, 34(4): 417–420. [Ісіков В.П. 1977. Фітопатогенні гриби на деревах та чагарниках у степовому Криму. *Український ботанічний журнал*, 34(4): 417–420].
- Isikov V.P. 2014. The most important phytopathogenic fungi on ornamental woody plants of the Northern Black Sea region and Moldova. *Vyulleten GNBS*, 111: 56–62. [Исіков В.П. 2014. Важнейшие фитопатогенные грибы на декоративных древесных растениях Северного Причерноморья и Молдовы. *Бюллетень ГНБС*, 111: 56–62].
- Isikov V.P. 2016. An annotated list of fungi on aromatic and medicinal plants of the Crimea. *Sbornik nauchnykh trudov GNBS*, 142: 44–68. [Исіков В.П. 2016. Аннотированный список грибов на ароматических и лекарственных растениях Крыма. *Сборник научных трудов ГНБС*, 142: 44–68].
- Isikov V.P., Heluta V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2007. Mycobiota of medicinal and aromatic plants of the Crimea. In: *Dosyagnennya ta problemy introduktsii roslin v stepoviy zoni Ukrainy. Zbirnyk tez dopovidey do 50-richchya Derzhavnogo pidpruyemstva doslidnogo gospodarstva "Novokakhovske" NBS-NNTs UAAN (Nova Kakhovka, 18–20 zhovtnya 2007 r.)*. Kherson: Aylant, pp. 48–49. [Исіков В.П., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я. 2007. Микобиота лекарственных и ароматических растений Крыма. В кн.: *Достижения та проблеми інтродукції рослин в степовій зоні України. Збірник*

- тез доповідей до 50-річчя Державного підприємства дослідного господарства "Новокаховське" НБС-ННЦ УААН (Нова Каховка, 18–20 жовтня 2007 р.). Херсон: Айлант, с. 48–49].
- Jaczewski A.A. 1912. *Yearbook of information about diseases and injuries of cultivated and wild plants. 6th year.* — 1910. Saint Petersburg, 488 pp. [Ячевский А.А. 1912. *Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях культурных и дико-растущих растений. 6-й год.* — 1910. Санкт-Петербург, 1912, 488 с.].
- Jaczewski A.A. 1917. *Yearbook of information about diseases and injuries of cultivated and wild plants. 7th–8th years.* — 1911–1912. Saint Petersburg, 463 pp. [Ячевский А.А. *Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях культурных и дико-растущих растений. 7–8-й годы.* — 1911–1912. Санкт-Петербург, 463 с.].
- Jaczewski A.A. 1927. *Fungi Pocket Guide. Issue two. Powdery mildew fungi.* Leningrad, 626 pp. [Ячевский А.А. 1927. *Карманный определитель грибов. Выпуск второй. Мучнисто-росяные грибы.* Ленинград, 626 с.].
- Jage H., Klenke F., Kummer V. 2010. Neufunde und bemerkenswerte Bestatigungen von phytoparasitischen Kleinpilzen in Deutschland — *Erysiphales* (Echte MehltauPilze). *Schlechtendalia*, 21: 1–141.
- Jones D.R., Baker R.H.A. 2007. Introductions of non-native plant pathogens into Great Britain, 1970–2004. *Plant Pathology*, 56: 891–910. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01619.x>
- Kalmár K., Desiderio F., Varjas V. 2022. First report of *Erysiphe corylacearum* causing powdery mildew on hazelnut in Hungary. *Plant Disease*, 107(2): 1–3. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-21-2737-PDN>
- Karpun N.N., Klemeshova K.V., Protsenko V.E. 2016. Results of phytosanitary and dendrological monitoring of plantings of the nature ornithological park in the Imeretinskaya lowland. In: *Ustoychivoe razvitie osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriy. Sbornik statey III Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* Vol. 3. Sochi: Donizdat, pp. 123–128. [Карпун Н.Н., Клемешова К.В., Проценко В.Е. 2016. Результаты фитосанитарного и дендрологического мониторинга насаждений природного орнитологического парка в Имеретинской низменности. В сб.: *Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. Сборник статей III Всероссийской научно-практической конференции (30 ноября — 2 декабря 2016 г., Сочи)*. Т. 3. Сочи: Дониздат, с. 123–128].
- Kaznovskiy L. 1915. Materials on the mycoflora of the surroundings of the town of Smela, Kyiv Province, in 1913. *Trudy Vyuzo ro prikladnoy botanike*, 8(8): 929–960. [Казновский Л. 1915. Материалы по микрофлоре окрестностей м. Смелы Киевской губ. 1913 года. *Труды Бюро по прикладной ботанике*, 8(8): 929–960].
- Khandyuk T.V. 2020. *Micromycetes of the city of Buryn and its surroundings*. Qualification work for obtaining a master's degree. Sumy: A.S. Makarenko Sumy State Pedagogical University, 109 pp. (manuscript). [Хандюк Т.В. 2020. *Мікроміцети м. Буринь та його околиць*. Кваліфікаційна робота на здобуття освітнього ступеня магістра. Суми: Сумський державний педагогічний університет імені А.С.Макаренка, 109 с. (рукопис)].
- Khandyuk T.V., Velychko N.V. 2020. *Ascomycota of the left bank of the Seim River (Sumy Region)*. In: *Modern achievements of nature sciences: materials of the All-Ukrainian student scientific and practical conference (for young scientists, students, master's students, postgraduate students)*. Poltava: V.G. Korolenko Poltava National Pedagogical University, pp. 284–287. [Хандюк Т.В., Величко Н.В. 2020. Сумчасті гриби (*Ascomycota*) лівобережжя річки Сейм (Сумська область). У зб.: *Сучасні досягнення природничих наук: матеріали Всеукраїнської студентської науково-практичної конференції для молодих науковців, студентів, магістрантів, аспірантів (29–30 квітня 2020 р., м. Полтава)*. Полтава: Полтавський національний педагогічний університет імені В.Г.Короленка, с. 284–287].
- Kharkevych H.S. 1949. Materials for the mycoflora of the botanical garden of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR. *Studentski naukovyi pratsi, Kyivskiy universytet*, 9: 91–104. [Харкевич Г.С. 1949. Матеріали до мікофлори ботанічного саду Академії наук УРСР. *Студентські наукові праці, Київський університет*, 9: 91–104].
- Kharkevych H.S. 1952. Fungal diseases of oak in the Stalin Region of the Ukrainian SSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 9(1): 53–56. [Харкевич Г.С. 1952. Грибні хвороби дуба в Сталінській області УРСР. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 9(1): 53–56].
- Kharkevych H.S. 1959a. Materials for the mycoflora of the Stalin Region. *Visnyk Kyivskoho universytetu, seriya Biolohiya*, 1(2): 23–26. [Харкевич Г.С. 1959а. Матеріали до мікофлори Сталінської області. *Вісник Київського університету, серія Біологія*, 1(2): 23–26].
- Kharkevych H.S. 1959b. Mycoflora of tree and shrub species of the Stalin Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 16(3): 72–81. [Харкевич Г.С. 1959б. Мікофлора деревних і чагарникових порід Сталінської області. *Український ботанічний журнал*, 16(3): 72–81].
- Khodaparast S.A., Ghobakhloo A., Asgari B., Aliabadi F., Sajedi S. 2019. Notes on two powdery mildew fungi (*Erysiphe magnifica* and *E. corylacearum*) from Iran. *Mycologia Iranica*, 6(1): 1–7. <https://doi.org/10.22043/mi.2019.120420>
- Khusein E.S., Selchuk F., Churakov B.P. 2014. Micromycetes of trees and shrubs in the forests of Duzce Province (Turkey) and Ulyanovsk Region (Russia). *Ulyanovskiy Mediko-Biologicheskij Zhurnal*, 4: 114–126. [Хусейн Э.С., Сельчук Ф., Чураков Б.П. 2014. Микромицеты деревьев и кустарников лесов провинции Дюздже (Турция) и Ульяновской области (Россия). *Ульяновский медико-биологический журнал*, 4: 114–126].
- Kirschner R. 2010. First record of *Erysiphe magnifica* on lotus, a new host outside the *Magnoliales*. *Mycological Progress*, 9: 417–424. <https://doi.org/10.1007/s11557-009-0651-z>
- Kisil T.A., Lytvynenko Yu.I. 2013. Obligate parasitic micromycetes of the Vir river valley (Ukraine). In: *Aktualni problemy doslidzhennya dovkillya. Zbirnyk naukovykh prats*. Vol. 1. Sumy: SumDPU im. A.S. Makarenka, pp. 268–272. [Кисиль

- Т.А., Литвиненко Ю.И. 2013. Облигатнопаразитные микромицеты долины р. Вир (Украина). В зб: *Актуальні проблеми дослідження довкілля. Збірник наукових праць*. Том 1. Суми: СумДПУ ім. А.С.Макаренка, с. 268–272].
- Kiss L. 2005. Powdery mildew as invasive plant pathogens: new epidemics caused by two North American species in Europe. *Mycological Research*, 109(3): 259–260. <https://doi.org/10.1017/S0953756205232793>
- Kiss L., Bolay A., Takamatsu S., Cook R.T.A., Limkaisang S., Ale-Agha N., Szentiványi O., Boal R., Jeffries P. 2002. Spread of the North American snowberry powdery mildew fungus, *Erysiphe symphoricarpi* (syn. *Microspora symphoricarpi*), to Europe. *Mycological Research*, 106(9): 1086–1092. <https://doi.org/10.1017/S0953756202006329>
- Kliuchevych M.M., Stoliar S.H., Chumak P.Ya., Retman S.V., Strygun O.O., Tkalenko H.M., Viger S.M. 2020. Most recent detection of invasive species *Erysiphe palczewskii* (Jacq.) U. Braun et S. Takam on *Robinia pseudoacacia* L. in Ukraine. *Modern Phytomorphology*, 14: 85–92. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5077865>
- Kolomiets I.V. 1997. Микобіота of the Medobory Reserve (Ukraine). *Микологія і фитопатологія*, 31(2): 30–34. [Коломиєць І.В. 1997. Микобіота заповідника "Медобори" (Україна). *Микологія і фитопатологія*, 31(2): 30–34].
- Kolomiets I.V. 1998. Trends in changes in the species composition of phytotrophic micromycetes of the Medobory Reserve under the influence of synanthropization of the flora. In: *Rol okhoronyuvanykh pryrodnykh terytoriy u zberezhenii bioriznomanit'tya. Materialy naukovoi konferentsii, prysvyachenoї 75-richchyu Kanivskoho pryrodnoho zapovidnyuka*. Канів, pp. 127–129. [Коломиєць І.В. 1998. Тенденції зміни видового складу фітотрофних мікромицетів заповідника "Медобори" під впливом синантропізації флори. У зб.: *Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття. Матеріали наукової конференції, присвяченої 75-річчю Канівського природного заповідника (Канів, 8–10 вересня 1998 р.)*. Канів, с. 127–129].
- Kondratyuk Ye.N., Burda R.I., Chuprina T.T., Khomyakov M.T. 1988. *Luhansk State Reserve*. Kyiv: Naukova Dumka, 188 pp. [Кондратюк Е.Н., Бурда Р.И., Чуприна Т.Т., Хомяков М.Т. 1988. *Луганский государственный заповедник*. Киев: Наукова думка, 188 с.].
- Koretskyi P.M. 1979. Powdery mildew micromycetes (*Erysiphaceae*) identified on woody plants of Acad. A.V. Fomin Botanical Garden of Kyiv State University. *Okhrana, Izuchenie i Obogashchenie Rastitel'nogo Mira*, 6: 109–112. [Корецький П.М. 1979. Мучеросные микромицеты (сем. *Erysiphaceae*), выявленные на древесных растениях Ботанического сада им. акад. А.В. Фомина КГУ. *Охрана, изучение и обогащение растительного мира*, 6: 109–112].
- Koroliova O.V. 2000. Fungi of *Ascomycota* in plant communities of the Lower Dnieper arenas. *Ukrainian Botanical Journal*, 57(5): 586–594. [Корольова О.В. 2000. Гриби відділу *Ascomycota* в рослинних угрупованнях нижньодніпровських арен. *Український ботанічний журнал*, 57(5): 586–594].
- Koroliova O.V., Dmytruk Yu.H. 2013. Powdery mildew fungi of anthropogenic ecotopes of the city of Mykolaiv. In: *V vidkrytyi z'yizd fitobiologiv Prychornomor'ya (Kherson, 25 kvitnya 2013 roku)*. *Zbirka tez dopovidey*. Kherson: KhDU, p. 22. [Корольова О.В., Дмитрук Ю.Г. 2013. Борошнисторосляні гриби антропогенних екоотопів м. Миколаєва. У кн.: *В відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я (Херсон, 25 квітня 2013 року)*. *Збірка тез доповідей*. Херсон: ХДУ, с. 22].
- Korytnianska V.H., Popova O.M. 2012. The first records of powdery mildew and rust fungi on the territory of the Kischeve protected tract (Odesa Region). *Biologichnyi visnyk MDPU im. B. Khmelnytskoho*, 1(2): 81–86. [Коритнянська В.Г., Попова О.М. 2012. Перші знахідки борошнисторосляних та іржастих грибів на території заповідного урочища "Кішеве" (Одеська область). *Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького*, 1(2): 81–86].
- Korytnianska V.G., Popova O.M. 2014. Obligate-parasitic phytotrophic fungi of the Danube Biosphere Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(4): 502–507. [Коритнянська В.Г., Попова О.М. 2014. Облігатнопаразитні фітотрофні гриби Дунайського біосферного заповідника НАН України. *Український ботанічний журнал*, 71(4): 502–507]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.04.502>
- Korytnianska V.H., Popova O.M. 2015. Obligate-parasitic phytotrophic fungi of the Nizhnyodnistrovskiy National Nature Park (Odesa region, Ukraine). *Chornomorski Botanical Journal*, 11(4): 503–511. [Коритнянська В.Г., Попова О.М. 2015. Облігатнопаразитні фітотрофні гриби Національного природного парку "Нижньодністровський" (Одеська область, Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 11(4): 503–511]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.114/6>
- Korytnianska V.H., Popova O.M., Drabnyuk H.V. 2014a. Powdery mildew and rust fungi of the Bug Gard National Nature Park. *Chornomorski Botanical Journal*, 10(4): 488–498. [Коритнянська В.Г., Попова О.М., Драбинюк Г.В. 2014а. Борошнисторосляні та іржасті гриби Національного природного парку "Бузький Гард". *Чорноморський ботанічний журнал*, 10(4): 488–498]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/14.104/3>
- Korytnianska V.G., Popova O.M., Tovstukha N.I. 2014b. Obligate-parasitic phytotrophic fungi of the Tyligul estuary coast. *Chornomorski Botanical Journal*, 10(1): 61–74. [Коритнянська В.Г., Попова О.М., Товстуха Н.І. 2014б. Облігатнопаразитні фітотрофні гриби узбережжя Тилігульського лиману. *Чорноморський ботанічний журнал*, 10(1): 61–74]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/14.101/7>
- Korytnianska V.G., Tkachenko F.P., Tovstukha N.I., Rusanov V.A. 2010. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) of the botanical garden of I.I. Mechnikov Odesa National University. *Chornomorski Botanical Journal*, 6(2): 259–264. [Коритнянська В.Г., Ткаченко Ф.П., Товстуха Н.І., Русанов В.А. 2010. Борошнисторосляні гриби (*Erysiphales*) ботанічного

- саду Одеського національного університету імені І.І. Мечникова. *Чорноморський ботанічний журнал*, 6(2): 259–264].
- Korytnianska V.G., Tovstukha N.I., Popova O.M. 2012. Obligate-parasitic phytotrophic fungi of some parks and squares of the city of Odessa. *Chornomorski Botanical Journal*, 8(4): 446–458. [Коритнянська В.Г., Товстуха Н.І., Попова О.М. 2012. Облігатнопаразитні фітотрофні гриби деяких парків та скверів міста Одеси. *Чорноморський ботанічний журнал*, 8(4): 446–458].
- Kozłowska M., Mułenko W., Heluta V. 2015. *Fungi of the Roztocze region (Poland and Ukraine). Part II. A checklist of micro-fungi and larger Ascomycota*. Lublin: Towarzystwo Wydawnictwo Naukowych Libropolis, 204 pp.
- Kravchuk E.A., Prosyannikova I.B. 2013. The parasitic phytotrophic mycobiota of a nature monument of national importance "Agarmyshsky forest" (Crimea, Ukraine). In: *Aktualni problemy botaniky ta ekologii. Materialy mizhnarodnoi konferentsii molodykh uchenykh (Shcholkinе, 18–22 chervnya 2013 r.)*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, pp. 45–46. [Кравчук Е.А., Просьянникова І.В. 2013. The parasitic phytotrophic mycobiota of a nature monument of national importance "Agarmyshsky forest" (Crimea, Ukraine). У зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених (Шчолкіне, 18–22 червня 2013 р.)*. Київ: Фітосоціоцентр, с. 45–46].
- Kravchuk E.A., Prosyannikova I.B., Repetskaya A.I., Kadochnikova V.I. 2018a. Phytotrophic parasitic mycobiota of the Forest Oak Grove Levadki reserve tract (Republic of Crimea). In: *X Chteniya pamyati O.A. Kataeva. Dendrobiontnye bespozvonochnye zhyvotnye i gryby i ikh rol v lesnykh ekosistemakh. Vol. 2. Fitopatogennye gryby, voprosy patologii i zashchity lesa / Materialy mezhdunarodnoy konferentsii. Sankt-Peterburg, 22–25 oktyabrya 2018 g.* Sankt-Peterburg: SPbGLTU, pp. 21–22. [Кравчук Е.А., Просьянникова І.Б., Репецкая А.И., Кадочникова В.И. 2018а. Фитотрофная паразитическая микобиота заповедного урочища "Лесная дубовая роща "Левадки" (Республика Крым). В сб.: *X Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах. Т. 2. Фитопатогенные грибы, вопросы патологии и защиты леса / Материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г.* Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, с. 21–22].
- Kravchuk E.A., Prosyannikova I.B., Repetskaya A.I., Kadochnikova V.I. 2018b. Phytotrophic parasitic mycobiota of the Agarmysh Forest nature monument (Republic of Crimea). *Ekosistemy*, 15(45): 41–48. [Кравчук Е.А., Просьянникова І.Б., Репецкая А.И., Кадочникова В.И. 2018б. Фитотрофная паразитическая микобиота памятника природы "Агармышский лес" (Республика Крым). *Экосистемы*, 15(45): 41–48].
- Kravchuk E.A., Prosyannikova I.B., Repetskaya A.I., Kadochnikova V.I. 2019. Obligate-parasitic fungi of the Bakla regional nature monument, Republic of Crimea, Russia. *Uchenye zapiski Krymskogo federalnogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya*, 5[71](1): 74–84. [Кравчук Е.А., Просьянникова І.Б., Репецкая А.И., Кадочникова В.И. 2019. Облігатно-паразитні гриби регіонального пам'ятника природи "Бакла", Республіка Крим, Росія. *Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия*, 5[71](1): 74–84].
- Krupa J. 1888. Zapiski mykologiczne z okolic Lwowa i z Podtatrza. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, 22(2): 12–47.
- Krupa J. 1889. Zapiski mykologiczne przewaznie z okolic Lwowa i z Karpat Stryjskich. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, 23: 141–169.
- Kryvoshey M.S. 1958. Fungal diseases of tree and shrub species of the Ternopil Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 15(2): 81–87. [Кривошей М.С. 1958. Грибні хвороби деревних та чагарникових порід Тернопільської області. *Український ботанічний журнал*, 15(2): 81–87].
- Kuzub V.V. 2000. Species diversity of phytotrophic ascomycetes of the Yalta Mountain-forest Nature Reserve. *Zapovidna Sprava v Ukraini*, 6(1–2): 22–27. [Кузуб В.В. 2000. Видове різноманіття фітотрофних аскоміцетів Ялтинського гірсько-лісового природного заповідника. *Заповідна справа в Україні*, 6(1–2): 22–27].
- Kuzub V.V. 2001. Obligate-parasitic fungi (*Erysiphales* and *Uredinales*) of the Yalta Mountain-forest Nature Reserve. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsionalnogo universiteta im. V.I. Vernadskogo*, 14(1): 127–131. [Кузуб В.В. 2001. Облігатно-паразитні гриби (порядки *Erysiphales* та *Uredinales*) Ялтинського гірсько-лісового природного заповідника. *Ученые записки Таврического национального университета имени В.И. Вернадского*, 14(1): 127–131].
- Lavitska Z.H. 1939. Materials for the flora of *Erysiphaceae* in the vicinity of Kyiv. *Kyivskiyi derzhavnyi universytet im. T.H. Shevchenka. Studentski naukovі pratsi*, 4: 167–172. [Лавітська З.Г. 1939. Матеріали до флори *Erysiphaceae* околиць Києва. *Київський державний університет ім. Т.Г. Шевченка. Студентські наукові праці*, 4: 167–172].
- Lavitska Z.H. 1947. Materials for the distribution of species of the genus *Cicinobolus* Ehrenb. in Kyiv Region. *Zbirnyk prats Kanivskoho bioheohrafichnoho zapovidnyka*, 1(3): 3–12. [Лавітська З.Г. 1947. Матеріали до поширення видів роду *Cicinobolus* Ehrenb. на Київщині. *Збірник праць Канівського біогеографічного заповідника*, 1(3): 3–12].
- Lavitska Z.H. 1949. The main parasitic fungi of the region of the Kaniv Biogeographical Reserve. *Naukovi Zapysky, Kyivskiyi Universytet*, 8(6): 27–45. [Лавітська З.Г. 1949. Головніші паразитні гриби району Канівського біогеографічного заповідника. *Наукові записки, Київський університет*, 8(6): 27–45].
- Lavitska Z.H. 1950. Parasitic fungi of herbaceous ornamental plants of the Right Bank Forest Steppe. *Naukovi Zapysky, Kyivskiyi Universytet*, 9(5): 93–115. [Лавітська З.Г. 1950. Паразитні гриби зіллястих декоративних рослин Правобережного Лісостепу. *Наукові записки, Київський університет*, 9(5): 93–115].

- Lavitska Z.H. 1955. New records of powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*) for the Right Bank Forest Steppe. *Naukovi Zapysky, Kyivskiy Universytet*, 13(16): 67–77. [Лавітська З.Г. 1955. Нові для Правобережного Лісостепу знахідки борошністо-росяних грибів (*Erysiphaceae*). *Наукові записки, Київський університет*, 13(16): 67–77].
- Lavitska Z.H. 1958. Parasitic fungal flora of green plantations of Zakarpattia Region. *Naukovyi shchorichnyk za 1957 rik, Kyivskiy Universytet*, pp. 427–429. [Лавітська З.Г. 1958. Паразитна грибна флора зелених насаджень Закарпатської області. *Науковий щорічник за 1957 рік, Київський університет*, с. 427–429].
- Lavitska Z.H. 1966. Novelities of the flora of powdery mildew fungi in the Ukrainian SSR. In: *Botanichni sady — nauksi i narodnomu hospodarstvu*. Kyiv: Vydavnytstvo Kyivskoho universytetu, pp. 302–306. [Лавітська З.Г. 1966. Новинки флори борошністо-росяних грибів в УРСР. У кн.: *Ботанічні сади — науки і народному господарству*. Київ: Видавництво Київського університету, с. 302–306].
- Lavitska Z.H., Morochkovska H.S. 1974. Powdery mildew fungi on herbaceous plants of Acad. O.V. Fomin Botanical Garden. *Ukrainian Botanical Journal*, 31(3): 317–321. [Лавітська З.Г., Морочковська Г.С. 1974. Борошністо-росяні гриби на трав'янистих рослинах ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна. *Український ботанічний журнал*, 31(3): 317–321].
- Latinović J., Latinović N., Jakše J., Radišek S. 2019. First report of *Erysiphe elevata* causing powdery mildew on *Catalpa bignonioides* in Montenegro. *Phytopathologia Mediterranea* 58(3): 693–698. <https://doi.org/10.13128/Phyto-10886>
- Lemeza N.A., Hirylovich I.S., Dasko Ya.S. 2020. Phytopathogenic micromycetes in the city of Kalinkovichi. *Zhurnal Belorusskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya*, 1: 55–60. [Лемеза Н.А., Гирилович І.С., Дасько Я.С. 2020. Фітопатогенні мікроміцети на території г. Калинковичі. *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*, 1: 55–60]. <https://doi.org/10.33581/2521-1722-2020-1-55-60>
- Léveillé J.H. 1842. *Observations médicales et énumérations des plantes recueillies en Tauride. Tome 2. Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, par la Hongrie, la Valachie et la Moldavie*. Paris: Ernest Bourgin et Co, pp. 33–242.
- Léveillé J.H. 1851. Organisation et disposition méthodique des especes qui composent le genre *Erysiphe*. *Annales des Sciences Naturelles, 13 sér. Botanique*, pp. 109–179.
- Liu L., Bradshaw M., Braun U., Götz M., Khodaparast S.A., Liu T.-z., Bulgakov T.S., Darsaraei H., Hofbauer W.K., Li Y., Liu S.-y. 2022. Phylogeny and taxonomy of *Erysiphe berberidis* (s. lat.) revisited. *Mycoscience*, 63(5): 222–234. <https://doi.org/10.47371/mycosci.2022.07.005>
- Luchnikova S.A. 2021. *Ascomycetes of the city of Sumy and its surroundings*. Qualification work for obtaining a bachelor's degree. Sumy: A.S. Makarenko Sumy State Pedagogical University, 45 pp. [Лучнікова С.А. 2021. *Аскоміцети м. Суми та його околиць*. Кваліфікаційна робота на здобуття освітнього ступеня бакалавра. Суми: Сумський державний педагогічний університет ім. А.С. Макаренка, 45 с.].
- Lykhenko O.V., Spryahaylo O.A. 2018. Powdery mildew fungi (*Erysiphales*) in urbanized ecotopes of the city of Cherkasy. In: *Problemy ekolohii ta evolyutsii ekosystem v umovakh transformovanoho seredovyshcha: zbirnyk materialiv naukovykh prats II Mizhnarodnoi nauково-praktychnoi konferentsii*. Chernihiv: Desna Polihraf, pp. 84–88. [Лихенко О.В., Спрягайло О.А. 2018. Борошністоросні гриби (порядок *Erysiphales*) в урбанізованих екотопах міста Черкас. *Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища: збірник матеріалів наукових праць II Міжнародної науково-практичної конференції, м. Чернігів, 11–12 жовтня 2018 р.* Чернігів: Десна Поліграф, с. 84–88].
- Lytvynenko Yu.I., Soroka V.V. 2013. Phytopathogenic fungi of the botanical garden of A.S. Makarenko Sumy State Pedagogical University. In: *Aktualni problemy doslidzhennya dovkillya. Zbirnyk naukovykh prats. Vol. 1*. Sumy: SumDPU ім. А.С. Макаренка, pp. 282–286. [Литвиненко Ю.І., Сорока В.В. 2013. Фітопатогенні гриби ботанічного саду Сумського державного педагогічного університету ім. А.С. Макаренка. У зб.: *Актуальні проблеми дослідження довкілля. Збірник наукових праць*. Т. 1. Суми: СумДПУ ім. А.С. Макаренка, с. 282–286].
- Makarenko N.V. 2021. *Ecological role of silicon compounds in increasing plant resistance to powdery mildew pathogens*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, Institute of Agroecology and Nature Management of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine, 23 pp. [Макаренко Н.В. 2021. *Екологічна роль сполук кремнію в підвищенні стійкості рослин до збудників борошністої роси*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.16 "Екологія". Київ, Інститут агроекології і природокористування Національної академії аграрних наук України, 23 с.].
- Marçais B., Piou D., Dezette D., Desprez-Loustau M.-L. 2017. Can oak powdery mildew severity be explained by indirect effects of climate on the composition of the *Erysiphe* pathogenic complex? *Phytopathology*, 107: 570–579 <https://doi.org/10.1094/PHYTO-07-16-0268-R>
- Marchenko P.D. 1963. Materials for the flora of powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*) of the Soviet Carpathians and Transcarpathia. In: *Zbirnyk robiv aspirantiv Lvivskoho derzhavnoho universytetu. Pryrodnychi nauky*. Lviv: Vydavnytstvo Lvivskoho universytetu, pp. 81–92. [Марченко П.Д. 1963. Матеріали до флори борошністо-росяних грибів (*Erysiphaceae*) радянських Карпат та Закарпаття. У зб.: *Збірник робіт аспірантів Львівського державного університету. Природничі науки*. Львів: Видавництво Львівського університету, с. 81–92].
- Marchenko P.D. 1974a. New for Ukraine forms of species of the genus *Erysiphe* Link found in the western regions of Ukraine. *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. New for Ukraine *Erysiphales*. *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. New forms of *Erysiphaceae* found in the western regions of the Ukrainian SSR. *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. 1979a. A new powdery mildew species *Trichocladia pseudoacaciae* P. Marczenko sp. nov. *Ukrainian Botanical Journal*, 36(3): 256–257. [Марченко П.Д. 1979a. Новий вид борошністоросяного гриба *Trichocladia pseudoacaciae* P. Marczenko sp. nov. *Український ботанічний журнал*, 36(3): 256–257].
- Marchenko P.D. 1979b. New and rare powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*) for the Ukrainian SSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 36(4): 360–366. [Марченко П.Д. 1979b. Нові та рідкісні для УРСР борошністоросяні гриби (*Erysiphaceae*). *Український ботанічний журнал*, 36(4): 360–366].
- Meparishvili G., Gur L., Frenkel O., Gorgiladze L., Meparishvili S., Murardashvili M., Koiava L., Dumbadze R., Reuveni M., Jabnidge R. 2019. First report of powdery mildew caused by *Erysiphe corylacearum* on hazelnuts in Georgia. *Plant Disease*, 103(11). <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-19-1053-PDN>
- Mezzalama M., Guarnaccia V., Martano G., Spadaro D. 2020. Presence of powdery mildew caused by *Erysiphe corylacearum* on hazelnut (*Corylus avellana*) in Italy. *Plant Disease*, 105(5): 1–2. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-20-2281-PDN>
- Millevoj L. 2004. The occurrence of some pests and diseases on horse chestnut, plane tree and Indian bean tree in urban areas of Slovenia. *Acta Agriculturae Slovenica*, 83(2): 297–300.
- Morochkovska H.S., Perelay V.V. 1983. Phytopathogenic fungi of some medicinal plants of the Ukrainian zonal experimental station of the All-Union Institute of Medicinal Plants. *Problemy obshchey i mollekulyarnoy biologii*, 2: 85–88. [Морочковская Г.С., Перелай В.В. 1983. Фитопатогенные грибы некоторых лекарственных растений Украинской зональной опытной станции ВИЛР. *Проблемы общей и молекулярной биологии*, 2: 85–88].
- Morochkovskiy S.F. 1951. Fungal diseases of forest species of southeastern Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 8(2): 47–51. [Морочковский С.Ф. 1951. Грибні хвороби лісових порід південного сходу України. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 8(2): 47–51].
- Morochkovskiy S.F. 1953a. Fungal diseases of tree and shrub species of the botanical park in Askania-Nova. *Ukrainian Botanical Journal*, 10(3): 62–66. [Морочковский С.Ф. 1953a. Грибні хвороби деревних та чагарникових порід ботанічного парку в Асканія-Нова. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 10(3): 62–66].
- Morochkovskiy S.F. 1953b. Mycoflora of field protection forest plantations of the Left Bank Steppe and Forest Steppe of the Ukrainian SSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 10(4): 57–69. [Морочковский С.Ф. 1953b. Мікофлора полезахисних лісонасаджень Лівобережного Степу та Лісостепу Української РСР. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 10(4): 57–69].
- Morochkovskiy S.F. 1956a. Mycoflora of field protection forest plantations in the Siversky Dinets region. In: *XIII scientific session. Section of biology: abstracts of reports*. Kyiv: Kyiv University Publishing House, pp. 108–110. [Морочковский С.Ф. 1956a. Мікофлора полезахисних лісонасаджень в районі Сіверського Дінця. У зб.: *XIII наукова сесія. Секція біології: тези доповідей*. Київ: Видавництво Київського університету, с.108–110.].
- Morochkovskiy S.F. 1956b. Materials for the mycoflora of the Khomutovsky Steppe Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 13(3): 74–86. [Морочковский С.Ф. 1956b. Матеріали до мікофлори заповідника Хомутовський степ. *Український ботанічний журнал*, 13(3): 74–86].
- Morochkovskiy S.F. 1957. Materials for the mycoflora of the Kamiani Mohyly Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 14(2): 60–68. [Морочковский С.Ф. 1957. Матеріали до мікофлори заповідника Кам'яні Могили. *Український ботанічний журнал*, 14(2): 60–68].
- Morochkovskiy S.F. 1958. Materials for the mycoflora of the Mykhailivska Tsilyna Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 15(3): 74–82. [Морочковский С.Ф. 1958. Матеріали до мікофлори заповідника Михайлівська цілина. *Український ботанічний журнал*, 15(3): 74–82].
- Morochkovskiy S.F., Zerova M.Ya., Lavitska Z.H., Smitska M.F. 1969. *Book on the identification of fungi of Ukraine, vol. 2. Ascomycetes*. Kyiv: Naukova Dumka, 517 pp. [Морочковский С.Ф., Зерова М.Я., Лавітська З.Г., Сміцька М.Ф. 1969. *Визначник грибів України, т. 2. Аскомицети*. Київ: Наукова думка, 517 с.].
- Mułenko W., Piątek M., Wołczańska A., Kozłowska M., Ruszkiewicz-Michalska M. 2010. Plant parasitic fungi introduced to Poland in modern times. Alien and invasive species. *Biological Invasions in Poland*, 1: 49–71.
- Namysłowski B. 1909. Zapiski grzyboznawcze z Krakowa, Gorlic i Czarnej Hory. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, (2): 3–30.
- Namysłowski B. 1910a. Przyczynek do mykologii Galicyi. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, 44(3): 43–48.
- Namysłowski B. 1910b. Zapiski z wycieczek mycologicznych odbytych w r. 1909. *Kosmos*.
- Namysłowski B. 1914. Sluzowze i grzyby Galicyi i Bukowiny. *Pamiętnik Fizyograficzny*, 22(4): 1–151.
- Ondrušková E., Juhásová G., Pastirčáková K. 2014. The lily magnolia powdery mildew *Erysiphe magnifica* found in Slovakia. *Mycotaxon*, 127: 51–57. <https://doi.org/10.5248/127.51>
- Palahecha R.M., Chumak P.Ya. 2011. The ecological and morphological structure of the subpopulation of *Microsphaera magnifica* U. Braun (*Erysiphales*) and the invasive capacity of this fungus. In: *Materials of the XIII Congress of the Ukrainian Botanical Society*. Lviv: Prostir M, p. 313. [Палагеча Р.М., Чумак П.Я. 2011. Еколого-морфологічна структура суб

- популяції *Microspphaera magnifica* U. Braun (*Erysiphales*) та інвазійна спроможність цього гриба. У зб.: *Матеріали XIII з'їзду Українського ботанічного товариства*. Львів: Простір М, с. 313].
- Pastirčáková K., Pastirčák M., Juhásová G. 2006. The catalpa powdery mildew *Erysiphe elevata* in Slovakia. *Cryptogamie, Mycologie*, 27(1): 31–34.
- Petrak F. 1925. Beitrage zur Pilzflora Sudost-Galiziens und der Zentralkarpaten. *Hedwigia*, 65(6): 179–330.
- Petrushova N.I., Voronin E.I. 1972. Powdery mildew fungi on fruit crops in the Crimea. *Mycologia i Fitopatologia*, 6(5): 391–393. [Петрушова Н.И., Воронин Э.И. 1972. Мучнисто-росяные грибы на плодовых культурах в Крыму. *Микология и фитопатология*, 6(5): 391–393].
- Pikovskiy M.Y., Kolesnichenko O.V., Melnik V.I., Hrysiuk S.M. 2019. Pathogenic microflora of *Syringa* L. plants. *Bioresursy i pryrodokorystuvannya*, 11(1–2): 26–33. <http://dx.doi.org/10.31548/bio2019.01.003>
- Potebnya A.A. 1907. Mycological essays. Micromycetes of Kursk and Kharkov provinces. *Trudy Obshchestva ispytateley prirody pri Kharkovskom universitete*, 41: 45–96. [Потебня А.А. 1907. Микологические очерки. Микромицеты Курской и Харьковской губерний. *Труды Общества испытателей природы при Харьковском университете*, 41: 45–96].
- Potebnya A.A. 1916. *Fungal parasites of higher plants in Kharkov and adjacent provinces. Issue 2. Ascomycetes*. Kharkov: Izdanie Kharkovskoy oblastnoy s.-kh.opytnoy stantsii, pp. 121–251. [Потебня А.А. 1916. *Грибные паразиты высших растений Харьковской и смежных губерний. Вып. 2. Сумчатые грибы*. Харьков: Издание Харьковской областной с.-х. опытной станции, с. 121–251].
- Prosyannikova I.B., Dzyunenko E.A., Bilyalova Z.N. 2009. Phytotrophic obligate-parasitic fungi in the vicinity of the village Hvardiyske, Simferopol district. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsionalnogo universiteta im. V.I. Vernadskogo. Seriya Biologiya, khimiya*, 22[61](3): 101–110. [Присянникова И.Б., Дзюненко Е.А., Билялова З.Н. 2009. Фитотрофные облигатно-паразитические грибы окрестностей пгт. Гвардейское Симферопольского района. *Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия Биология, химия*, 22[61](3): 101–110].
- Prosyannikova I.B., Dzyunenko E.A., Bykovets K.S. 2012. Phytotrophic obligate-parasitic micromycetes of the Dubky landscape-botanical nature monument. *Visti Biosferного zapovidnika "Askaniya-Nova"*, 14: 587–591. [Присянникова И.Б., Дзюненко Е.А., Быковец К.С. 2012. Фитотрофные облигатно-паразитные микромицеты ландшафтно-ботанического памятника природы "Дубки". *Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова"*, 14: 587–591].
- Prosyannikova I.B., Ivakhnenko A.S. 2020. Inventory of the species composition of phytotrophic obligate-parasitic micromycetes of the Naukovyi landscape-recreational park of regional significance. *Uchenye zapiski Krymskogo federalnogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya*, 6[72](2): 182–194. [Присянникова И.Б., Ивахненко А.С. 2020. Инвентаризация видового состава фитотрофных облигатно-паразитных микромицетов ландшафтно-рекреационного парка регионального значения "Научный". *Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия*, 6[72](2): 182–194].
- Prosyannikova I.B., Kravchuk E.A., Repetskaya A.I., Kadochnikova V.I. 2019. Inventory of the species composition of phytotrophic obligate-parasitic micromycetes of the Forest Oak Grove Levadki reserved tract. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, 228: 234–249. [Присянникова И.Б., Кравчук Е.А., Репецкая А.И., Кадочникова В.И. 2019. Инвентаризация видового состава фитотрофных облигатно-паразитных микромицетов заповедного урочища "Лесная дубовая роща "Левадки". *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*, 228: 234–249].
- Prosyannikova I.B., Novikova T.M., Kravchuk E.A. 2016. Phytotrophic parasitic mycobiota of Ayu-Kaya mountain (Balaklava, Republic of Crimea). *Uchenye zapiski Krymskogo federalnogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya*, 2[68](4): 53–65. [Присянникова И.Б., Новикова Т.М., Кравчук Е.А. 2016. Фитотрофная паразитическая микобиота горы Аю-Кая (Балаклава, Республика Крым). *Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биология. Химия*, 2[68](4): 53–65].
- Prudenko M.M., Dzhanan V.V. 2008. Long-term monitoring of fungi in the Kaniv Reserve. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 14(2): 11–14. [Пруденко М.М., Джаган В.В. 2008. Багаторічний моніторинг грибів у Канівському заповіднику. *Заповідна справа в Україні*, 14(2): 11–14].
- Prudenko M.M., Solomakhina V.M. 1997. Mycobiota of the main stages of the secondary succession of ecosystems of the Kaniv reserve. *Zapovidna Sprava v Ukraini*, 3(2): 30–41. [Пруденко М.М., Соломашина В.М. 1997. Мікобіота основних стадій вторинної сукцесії екосистем Канівського заповідника. *Заповідна справа в Україні*, 3(2): 30–41].
- Prydiuk N.P. 2000. Ascomycetes of the Dnipro-Orel Nature Reserve. *Mikologiya i fitopatologiya*, 34(4): 1–9. [Придюк Н.П. 2000. Аскомицеты Днепровско-Орельского природного заповедника. *Микология и фитопатология*, 34(4): 1–9].
- Prylutskiy O.V., Akulov O.Yu., 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: 705. <https://doi.org/10.5248/132.705>
- Raciborski M. 1910. *Mycotheca polonica* (Czesc II i III, NN 51-150). *Kosmos*, 25(7/9): 768–781.
- Radzievskiy H.G. 1952. Fungal diseases of tree and shrub species of the Izmail Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 9(3): 66–71. [Радзівський Г.Г. 1952. Грибні хвороби деревних і чагарникових порід Ізмаїльської області. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 9(3): 66–71].
- Rayevska I.O., Komaretska K.M. 1949. To the study of the mycoflora of the Kaniv Biogeographical Reserve. *Naukovi zapysky, Kyivskiy universitet*, 8(6): 51–62. [Раєвська І.О., Комарецька К.М. 1949. До вивчення мікофлори Канівського біогеографічного заповідника. *Наукові записки, Київський університет*, 8(6): 51–62].

- Rosati M., Bogoescu M., Spadaro D. 2021. First report of *Erysiphe corylacearum*, agent of powdery mildew, on hazelnut (*Corylus avellana*) in Romania. *Plant Disease*, 105(9): 1–5. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-21-0024-PDN>
- Rouppert K., Wróblewski A. 1911. Grzyby z Zaleszczyk. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, 45: 58–64.
- Rtishcheva A.I. 1966. To the study of fungi on *Astragalus* species. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*, pp. 197–201. [Ртищева А.И. 1966. К изучению грибов на видах астрагалов. *Новости систематики низших растений*, с. 197–201].
- Ruszkiewicz-Michalska M., Michalski M. 2005. Phytopathogenic micromycetes in Central Poland. I. *Peronosporales* and *Erysiphales*. *Acta Mycologica*, 40(2): 223–250. <https://doi.org/10.5586/am.2005.021>
- Seko Y., Bolay A., Kiss L., Heluta V., Grigaliunaite B., Takamatsu S. 2008. Molecular evidence in support of recent migration of a powdery mildew fungus on *Syringa* spp. into Europe from East Asia. *Plant Pathology*, 57(2): 243–250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01775.x>
- Seko Y., Heluta V., Grigaliunaite B., Takamatsu S. 2011. Morphological and molecular characterization of two ITS groups of *Erysiphe* (*Erysiphales*) occurring on *Syringa* and *Ligustrum* (*Oleaceae*). *Mycoscience*, 52(3): 171–182. <https://doi.org/10.1007/S10267-010-0088-X>
- Sezer A., Bilgen Y., Duyar Ö., Cigdem Bulam Köse C., Gumuş E., Er T. 2019. *Erysiphe corylacearum*'un neden olduğu külleme hastalığına karşı Giresun ili fındık üretim alanlarında kimyasal mücadele olanaklarının belirlenmesi. *Akademik Ziraat Dergisi Cilt*, 8 (Ozel Sayı): 71–78. <https://doi.org/10.29278/azd.656526>
- Sezer A., Dolar F.S., Lucas S.J., Köse Ç., Gümüş E. 2017. First report of the recently introduced, destructive powdery mildew *Erysiphe corylacearum* on hazelnut in Turkey. *Phytoparasitica*, 45(4): 577–581. <https://doi.org/10.1007/s12600-017-0610-1>
- Shekunova E.G. 1970. Diseases of seed fodder lupine in the Chernihiv Region. *Trudy VNIIZR. Biologiya i Sistematika Fitopatogennykh Gribov*, 29(1): 44–51. [Шекунова Е.Г. 1970. Болезни семенного кормового люпина в Черниговской области. *Труды ВНИИЗР. Биология и систематика фитопатогенных грибов*, 29(1): 44–51].
- Shkurko T.M. 2021. *Phytopathic fungi of the forest park zones of the city of Myrhorod and its surroundings*. Qualification work for obtaining a bachelor's degree. Sumy: A.S. Makarenko Sumy State Pedagogical University, 63 pp. [Шкурко Т.М. 2021. *Фітотрофні гриби лісопаркових зон м. Миргород та його околиць*. Кваліфікаційна робота на здобуття освітнього ступеню бакалавра. Суми: Сумський державний педагогічний університет імені А.С.Макаренка, 63 с.].
- Smitska M.F. 1955. Fungal diseases of tree and shrub species of beech forests of Zakarpattia Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 12(4): 87–92. [Смицька М.Ф. 1955. Грибні хвороби деревних та чагарникових порід букових лісів Закарпатської області. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 12(4): 87–92].
- Solomakhina V.M. 1954. Fungal diseases of tree and shrub species on the outskirts of Poltava and field protection forest strips of Karlivka district, Poltava Region. *Studentski naukovi pratsi, Kyivskiy universytet*, 14: 73–76. [Соломахіна В.М. 1954. Грибні хвороби деревних і чагарникових порід околиць м.Полтави та полезахисних лісових смуг Карлівського району Полтавської області. *Студентські наукові праці, Київський університет*, 14: 73–76].
- Solomakhina V.M. 1962. Fungi causing diseases of agricultural garden plants from Western Ukrainian Polissia. *Visnyk Kyivskoho universytetutu. Seriya biologii*, 5: 3–6. [Соломахіна В.М. 1962. Гриби-збудники хвороб сільськогосподарських садових рослин з Західноукраїнського Полісся. *Вісник Київського університету. Серія біології*, 5: 3–6].
- Solomakhina V.M. 1977. Micromycetes of biogeocenoses of the Kaniv Reserve. Message I. *Visnyk Kyivskoho universytetutu. Seriya biologii*, 19: 115–117. [Соломахіна В.М. 1977. Мікроміцети біогеоценозів Канівського заповідника. Повідомлення I. *Вісник Київського університету. Серія біології*, 19: 115–117].
- Solomakhina V.M., Kozhushko N.V., Prudenko M.N. 1994. Phytopathic micromycetes of the Zmiini Islands of the Kaniv Reserve (Ukraine). *Mikologiya i Fitopatologiya*, 28(2): 27–33. [Соломахіна В.М., Кожушко Н.В., Пруденко М.Н. 1994. Фітотрофні мікроміцети Змеїних островів Канівського заповідника (Україна). *Микологія і фітопатологія*, 28(2): 27–33].
- Solomakhina V.M., Prudenko M.N. 1998. Fungi (Mycobiota) of the Kaniv reserve. *Pratsi Kanivskoho zapovidnyuka*, 11: 5–107. [Соломахіна В.М., Пруденко М.Н. 1998. Гриби (Мусцобіота) Канівського заповідника. *Праці Канівського заповідника*, 11: 5–107].
- Solomakhina V.M., Smitska M.F. 1985. Parasitic fungi of leaves of trees and shrubs of the Lysa Hora tract. *Problemy Obshchey i Molekulyarnoy Biologii*, 4: 113–115. [Соломахіна В.М., Смицька М.Ф. 1985. Паразитні гриби листів деревів та кустарників урочища Лысая гора. *Проблеми общей и молекулярной биологии*, 4: 113–115].
- Sotnyk L.P. 2018. Phytopathological studies of oak stands on the territory of the Holosiivskiy National Nature Park in the conditions of a transformed environment. In: *Problemy ekologii ta evolyutsii ekosystem v umovakh transformovanoho seredovyshcha: zbirnyk materialiv naukovykh prats II Mizhnarodnoi naukovo-praktychnoi konferentsii, m. Chernihiv, 11–12 zhovtnya 2018 r.* Chernihiv: Desna Polihraf, pp. 123–126. [Сотник Л.П. 2018. Фітопатологічні дослідження дубових деревостанів на території НПП "Голосіївський" в умовах трансформованого середовища. *Проблеми екології та еволюції екосистем в умовах трансформованого середовища: збірник матеріалів наукових праць II Міжнародної науково-практичної конференції, м. Чернігів, 11–12 жовтня 2018 р.* Чернігів: Десна Поліграф, с. 123–126].
- Sporogov G.E. 1916. *Materials on the flora of parasitic fungi in the Kharkiv Province*. Petrograd. [Спагоров Г.Е. 1916. *Матеріали к флоре паразитних грибів Харківської губ.* Петроград.].
- Speer E.O. 1973. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Erysiphaceen II. Der Eichenmehltau *Microsphaera alphitoides*. *Sydowia*, 27: 112–126.

- Speer E.O. 1978. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Erysiphaceen. III. Die Section *Trichocladia* und ihre Typusart *Microsphaera tortilis* (Wallr.) Speer comb. nov. *Sydowia*, 31(1–6): 247–250.
- Sredinskiy N.K. 1873. Materials for the flora of the Novorossiysk Territory and Bessarabia. *Zapiski Novorossiyskogo Obshchestva Estestvoispytateley*, 2(1): 1–291. [Срединский Н.К. 1873. Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. *Записки Новороссийского общества естествоиспытателей*, 2(1): 1–291].
- Stasevych L.I. 1981. Fungal diseases of ornamental plants. *Ukrainian Botanical Journal*, 38(5): 38–40. [Стасевич Л.И. 1981. Грибні хвороби декоративних рослин. *Український ботанічний журнал*, 38(5): 38–40].
- Stasevych L.I. 1985a. Pathogenic shrub fungi in green plantings of cities in the west of the Ukrainian SSR. *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].
- Stasevych L.I. 1985b. Epiphytoses of powdery mildew fungi on ornamental plants in green plantings of cities in the west of the Ukrainian SSR. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 19(2): 189. [Стасевич Л.И. 1985b. Эпифитозы мучнисторосяных грибов на декоративных растениях в зеленых насаждениях городов запада УССР. *Микология и фитопатология*, 19(2): 189].
- Strakhov T. 1926. Report on the work of the Sumy Observatory for Plant Diseases in 1926. *Trudy Sumskoy selskokhozyaystvennoy ispytatelnoy stantsii*, 22. [Страхов Т. 1926. Отчет о работе Сумского наблюдательного пункта по болезням растений за 1926 г. *Труды Сумской сельскохозяйственной испытательной станции*, 22].
- Stryhun O.O., Kliuchevych M.M., Chumak P.Ya., Galiy O.O., Shevchuk O.S. 2019. Powdery mildew *Erysiphe palczewskii* (Jacq.) U. Braun & S. Takamatsu on *Robinia pseudoacacia* L. in the conditions of the Botanical Garden of Zhytomyr National Agroecological University. In: *Trofolohiya (vchennya pro zakonmirnosti zhyvlyennya bioty ta pravylnoho kharchuvannya lyudey) — novitnyy mizhdystyplinarnyy napryam v Ukraini: Materialy I Vseukrainskoi naukovo-osvitno-praktychnoi konferentsii*. Zhytomyr: Zhytomyrskyi natsionalnyi ahroekolohichnyi universytet, pp. 73–76. [Стригун О.О., Ключевич М.М., Чумак П.Я., Галій О.О., Шевчук О.С. 2019. Борошнеста роса *Erysiphe palczewskii* (Jacq.) U. Braun & S. Takamatsu на *Robinia pseudoacacia* L. в умовах Ботанічного саду Житомирського національного агроєкологічного університету. У зб.: *Трофологія (вчення про закономірності живлення біоти та правильного харчування людей) — новітній міждисциплінарний напрям в Україні: Матеріали I Всеукраїнської науково-освітньо-практичної конференції (м. Житомир, 25–26 квітня 2019 р.)*. Житомир: Житомирський національний агроєкологічний університет, с. 73–76].
- Sukhomlyn M.M., Tsvyd N.V., Zinchenko M.O. 2018. Fungi of the Kiverts National Nature Park "Tsumanska Pushcha". 1. August 2018 records. *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta Prylehlykh Terytoriy*, 15: 129–135. [Сухомлин М.М., Цвид Н.В., Зінченко М.О. 2018. Гриби Ківерцівського національного природного парку "Цуманська Пуща". 1. Серпневі знахідки 2018 р. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, 15: 129–135].
- Szentiványi O., Varga K., Kiss L. 2004. Powdery mildew on snowberry in Hungary caused by *Erysiphe symphoricarpi* (syn. *Microsphaera symphoricarpi*). *Plant Pathology*, 53: 243. <https://doi.org/10.1111/j.0032-0862.2004.00962.x>
- Takamatsu S., Bolay A., Limkaisang S., Kom-un S., To-anun C. 2006. Identity of a powdery mildew fungus occurring on *Paeonia* and its relationship with *Erysiphe hypophylla* on oak. *Mycoscience*, 47: 367–373. <https://doi.org/10.1007/S10267-006-0317-5>
- Takamatsu S., Braun U., Limkaisang S., Kom-un S., Sato Y., Cunnington J. H. 2007. Phylogeny and taxonomy of the oak powdery mildew *Erysiphe alphitoides* sensu lato. *Mycological Research*, 111: 809–826. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.05.013>
- Tkachenko V.S., Didukh Ya.P., Genov A.P., Dudka I.O., Wasser S.P., Boyko M.F., Vetrova Z.I., Navrotska I.L., Partyka L.Ya., Heluta V.P., Smyk L.V., Tykhonenko Yu.Ya., Merezhko T.O., Burdyukova L.I., Soldatova I.M. 1998. *Ukrainian Nature Steppe Reserve*. *Plant world*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 280 pp. [Ткаченко В.С., Дідух Я.П., Генов А.П., Дудка І.О., Вассер С.П., Бойко М.Ф., Ветрова З.І., Навроцька І.Л., Партика Л.Я., Гелюта В.П., Смик Л.В., Тихоненко Ю.Я., Мережко Т.О., Бурдюкова Л.І., Солдатова І.М. 1998. *Український природний степовий заповідник*. Рослинний світ. Київ: Фітосоціоцентр, 280 с.].
- Tranzschel V. 1902. Materials for the mycological flora of Russia. I. List of fungi collected in the Crimea in 1891. *Trudy botanicheskogo muzeya Imperatorskoy akademii nauk*, 1: 47–75. [Траншель В. 1902. Материалы для микологической флоры России. I. Список грибов, собранных в Крыму в 1891 г. *Труды ботанического музея Императорской академии наук*, 1: 47–75].
- Trebu O.Yu. 1913. List of parasitic fungi collected in Kharkov Province. *Trudy Obshchestva ispytateley pri Kharkovskom universitete*, 46: 1–16. [Требу О.Ю. 1913. Список паразитических грибов, собранных в Харьковской губ. *Труды Общества испытателей при Харьковском университете*, 46: 1–16].
- Tselle M.O. 1925. *Fungal diseases of plants in the Kyiv Region in 1923–1924*. Kyiv: Kyivska stantsiya zakhystu roslyn vid shkidnykiv (STAZRO), 28 pp. [Целле М.О. 1925. *Грибні хвороби рослин на Київщині в 1923–24 р.р.* Київ: Київська станція захисту рослин від шкідників (СТАЗРО), 28 с.].
- Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P. 2011. Powdery mildew and rust fungi of the Gorgany Nature Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(6): 853–864. [Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. 2011. Борошнестосяні та іржасті гриби Природного заповідника "Горгани". *Український ботанічний журнал*, 68(6): 853–864].

- Tykhonenko Yu. Ya., Heluta V.P., Dudka I.O., Burdyukova L.I., Andrianova T.V. 1994. Parasitic fungi of the Chalk Flora Reserve and its surroundings (Ukraine). *Ukrainian Botanical Journal*, 51(2/3): 202–207. [Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П., Дудка І.О., Бурдюкова Л.І., Андріанова Т.В. 1994. Паразитні гриби заповідника "Крейдова флора" та його околиць (Україна). *Український ботанічний журнал*, 51(2/3): 202–207].
- Vajna L., Fischl G., Kiss L. 2004. *Erysiphe elevata* (syn. *Microsphaera elevata*), a new North American powdery mildew fungus in Europe infecting *Catalpa bignonioides* trees. *Plant Pathology*, 53(2): 244. <https://doi.org/10.1111/j.0032-0862.2004.00979.x>
- Varlikh V. 1896. Parasitic fungi in the Crimea in the summer of 1895. *Selskoe Khozyaystvo i Lesovodstvo*, 183(9): 475–490. [Варлих В. 1896. Паразитные грибки в Крыму летом 1895 года. *Сельское хозяйство и лесоводство*, 183(9): 475–490].
- Vasiljeva L.I. 1960. Materials for the flora of fungi of the southern coast of Crimea. *Trudy Gosudarstvennogo Nikitskogo Botanicheskogo Sada*, 33: 193–240. [Васильева Л.И. 1960. Материалы к флоре грибов Южного берега Крыма. *Труды Государственного Никитского ботанического сада*, 33: 193–240].
- Vasiljva L.I., Ovcharenko G.V., Shkarlet O.D. 1988. Materials on pests and diseases of plane tree in the Crimea. *Byulleten Nikitskogo Botanicheskogo Sada*, 66: 72–75. [Васильева Л.И., Овчаренко Г.В., Шкарлет О.Д. 1988. Материалы о вредителях и болезнях платана в Крыму. *Бюллетень Никитского ботанического сада*, 66: 72–75].
- Velychko N.V. 2020. *Micromycetes of the left bank of the Seim River within the Konotop district of the Sumy Region*. Qualification work for obtaining a master's degree. Sumy: A.S. Makarenko Sumy State Pedagogical University, 95 pp. [Величко Н.В. *МікрOMICETИ лівобережжя р. Сейм у межах Конотопського району Сумської області*. Кваліфікаційна робота на здобуття освітнього ступеня магістра. Суми: Сумський державний педагогічний університет імені А.С.Макаренка, 95 с.].
- Verhovskiy V.I., Milovtsova M.O., Lvova N.I. 1932. *Fungal diseases of medicinal and essential oil plants (macroscopic and microscopic diagnosis)*. Lubny, 48 pp. [Верговський В.І., Міловцова М.О., Львова Н.І. 1932. *Грибові захворювання лікарських та етероолійних рослин (макроскопічна та мікроскопічна діагностика)*. Лубни, 48 с.].
- Voglmayr H., Zankl T., Krisai-Greilhuber S., Kirisits T. 2020. First report of *Erysiphe corylacearum* on *Corylus avellana* and *C. colurna* in Austria. *New Disease Reports*, 42: 14. <https://doi.org/10.5197/j.2044-0588.2020.042.014>
- Volutsa O.D. 2016. Mycoflora of the Khotynskiy National Nature Park. *Rehionalni aspekty florystychnykh i faunistychnykh doslidzhen. Materialy Tretoi mizhnarodnoi naukovo-praktychnoi konferentsii*. Chernivtsi: Druk Art, pp. 26–31. [Волюца О.Д. 2016. Мікофлора Національного природного парку "Хотинський". *Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень. Матеріали Третьої міжнародної науково-практичної конференції (13–14 травня 2016 року, смт Путила — м. Чернівці)*. Чернівці: Друк Арт, с. 26–31].
- Wróblewski A. 1912. Zapiski grzyboznawcze z okolic Zaleszczyk. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, 46(2): 21–27.
- Wróblewski A. 1913. Przyczynę do znajomości grzybów Pokucia. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, 47: 147–178.
- Wróblewski A. 1914. Grzyby Podola. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, 48(2): 3–15.
- Wróblewski A. 1915. Spis grzybów zebranych na Ziemiach Polskich przez Feliksa Berdauda i Aleksandra Zalewskiego oraz wybranych z zielników Komisji Fizyograficznej Akademii Umiejętności przez Prof. M. Raciborskiego. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*, 49: 92–126.
- Yakovlyeva A.P. 2020. Ascomycetes of the valley of the Dernova River (Trostanets district, Sumy Region). In: *Teoretychni ta prykladni aspekty doslidzhen z biolohii, heohrafiї ta khimii: materialy III Vseukrainskoi naukovoi konferentsii studentiv ta molodykh uchenykh, m. Sumy, 30 kvitnya 2020 r.* Sumy: FOP Tsioma S.P., pp. 63–67. [Яковлева А.П. 2020. Сумчасті гриби долини р. Дернова (Тростянецький район, Сумська область). *Теоретичні та прикладні аспекти досліджень з біології, географії та хімії: Матеріали III Всеукраїнської наукової конференції студентів та молодих учених, м. Суми, 30 квітня 2020 р.* Суми: ФОП Цьома С.П., с. 63–67].
- Záhorovská E. 1986. Parazitická huba *Microsphaera* a jej conidiové štádium na duboch Slovenska I. *Česka Mykologie*, 40: 30–37.
- Zerova M.Ya. 1948. Materials for the study of mycoflora and fungal diseases of Kyiv city green spaces. *Ukrainian Botanical Journal*, 5(2): 100–114. [Зерова М.Я. 1948. Матеріали до вивчення мікофлори та грибних хвороб Київських міських зелених насаджень. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 5(2): 100–114].
- Zweigbaumówna Z. 1918. Grzybki pasorzytnicze na roslinach kwiatkowych zebrane w latach 1904–1911 w Smila gub. Kijowskiej i okolicach przez J. Trzebinskiego. *Pamiętnik Fizyograficzny*, 25(3): 1–13.

A critical revision of the powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*, *Ascomycota*) of Ukraine: *Erysiphe* sect. *Microsphaera*

V.P. HELUTA

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

Abstract. The article continues a series of critical reviews of the species composition of powdery mildew fungi (*Erysiphaceae*, *Helotiales*, *Ascomycota*) of Ukraine and their distribution within the country. This article deals with species of the section *Microsphaera* of the genus *Erysiphe*. These species are distinguished by fruiting bodies that have non-mycelioid appendages with dichotomously branched apices. A list of 36 species of the section *Microsphaera* recorded in Ukraine with their distribution by regions is provided, as well as a key for their identification. The most common species frequently occurring in many regions of Ukraine are *E. alphitoides*, *E. astragali*, *E. berberidis*, *E. divaricata*, *E. ehrenbergii*, *E. euonymi*, *E. ornata* var. *europaea*, *E. palczewskii*, *E. syringae-japonicae*, and *E. trifoliorum*. Other species, such as *E. baeumleri*, *E. elevata*, *E. euonymicola*, *E. friesii*, *E. grossulariae*, *E. hyperici*, *E. hypophylla*, *E. ornata* var. *ornata*, *E. penicillata*, *E. pseudoacaciae*, *E. robiniae*, *E. syringae*, *E. tortilis*, *E. vanbruntiana*, and *E. viburni*, were recorded less often. *Erysiphe azaleae*, *E. begoniicola*, *E. corylacearum*, *E. deutziae*, *E. gorlenkoi*, *E. guarinonii*, *E. magnifica*, *E. magnusii*, *E. platani*, *E. rayssiae*, *E. russellii*, and *E. symphoricarpi* are known only from some localities. A number of species are invasive fungi mostly recorded in Ukraine relatively recently, within the last hundred years. Of them, *E. alphitoides*, *E. palczewskii*, *E. syringae-japonicae*, and *E. vanbruntiana* have become common species in Ukraine. *Erysiphe azaleae*, *E. elevata*, and *E. platani* can massively develop in certain regions or localities. The recently registered *E. corylacearum* is apparently becoming widespread in the Carpathians, *E. ravenelii* and *E. symphoricarpi* at present frequently occur in Kyiv. Some species, such as *E. begoniicola*, *E. deutziae*, *E. euonymicola*, *E. guarinonii*, *E. magnifica*, and *E. russellii*, are known from a few localities; however, in Kyiv magnolias are commonly infected by *E. magnifica*. At the same time, the North American species *E. syringae* has disappeared in Ukraine since the East Asian fungus *E. syringae-japonicae* started to spread on lilac. The indigenous fungus *E. robiniae* has also ceased to occur on *Caragana arborescens*, being completely replaced by the East Asian species *E. palczewskii*.

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



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.251>

REVIEW ARTICLE

Морфологічні, фізіологічні і молекулярні складові адаптаційної відповіді представників роду *Quercus* (Fagaceae) на посуху

Ірина В. КОСАКІВСЬКА , Леся В. ВОЙТЕНКО * , Валентина А. ВАСЮК , Микола М. ЩЕРБАТЮК 

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

* Автор для листування: lesyavoytenko@gmail.com

Реферат. Рід *Quercus* нараховує до 500 видів і є одним з найчисленніших родів деревних рослин Північної півкулі. Екстремальні екологічні умови, серед яких посуха, впливають на виживання та розповсюдження видів роду *Quercus*. Рослини протидіють посусі завдяки комбінації різних адаптивних стратегій. Щоб виявити закономірності, пов'язані зі стресом, викликаним посухою, досліджуються морфологічні, фізіологічні та молекулярні адаптивні зміни. В огляді проаналізовані та узагальнені новітні відомості щодо адаптації видів роду *Quercus* до умов посухи. Зосереджено увагу на роботах з вивчення впливу посухи на ріст, продуктивність, фізіолого-біохімічні та молекулярні характеристики видів роду *Quercus*, особливо тих, що зростають на теренах України. Висвітлені відомості щодо впливу посухи на фотосинтетичну активність, антиоксидантну систему, синтез вторинних метаболітів, ендогенні фітогормони. Обговорені результати новітніх молекулярно-генетичних досліджень, зокрема на рівні геному, транскриптому, протеому та метаболому. Наголошується, що вивчення ключових процесів, які формують посухостійкість, має наукове та економічне значення, оскільки сприяє відбору і створенню фенотипів, що протистоятимуть посусі.

Ключові слова: геном, метаболізм, посухостійкість, протеом, ріст, розвиток, транскриптом, *Quercus*

Вступ

Посуха є одним із найшкідливіших абіотичних стресорів, який загрожує існуванню рослин (Wang et al., 2003). Рослини протидіють посусі завдяки комбінації різних адаптивних стратегій, серед яких уникнення стресового впливу (шляхом коригування програми розвитку і завершення репродуктивного періоду до початку посухи), запобігання стресовому впливу (внаслідок морфологічних і фізіологічних адаптаційних перебудов, які забезпечують підтримку

водного балансу) і набуття стійкості на клітинному та молекулярному рівнях (Dolferus, 2014).

Рід *Quercus* L. нараховує до 500 видів і є одним з найчисленніших родів деревних рослин Північної півкулі. Він представлений листопадними і вічнозеленими деревами і кущами, що зростають у помірних і субтропічних лісах, а також інколи у субтропічній та тропічній савані (Nixon, 1993; Manos et al., 1999; Hubert et al., 2014). За результатами морфологічних і молекулярно-філогенетичних досліджень, види роду *Quercus* можна об'єднати у два підроди: *Quercus*

ARTICLE HISTORY. Submitted 31 August 2022. Revised 13 June 2023. Published 06 July 2023

CITATION. Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2023. Morphological, physiological, and molecular components of the adaptive response to drought in the genus *Quercus* (Fagaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 80(3): 251–266. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.251>

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

subg. *Cerris* Oerst. і *Quercus* subg. *Quercus*. У підроді *Cerris* виділяють три секції: *Cyclobalanopsis* Oerst., *Ilex* Loudon. та *Cerris*. У підроді *Quercus* — п'ять секцій: *Protobalanus* (Trel.) O. Schwarz, *Ponticae* Stef., *Virentes* Loudon, *Quercus* та *Lobatae* Loudon (Hubert et al., 2014; Denk et al., 2017).

На теренах України представлені такі таксономічні видового та підвидового рангів (Lonachevskiy, Hryn, 1952; Ivchenko, 1987):

Підрід *Quercus*

Секція *Quercus*

Quercus aurea Wierzb. (*Q. banatus* P.Kucera, *Q. dalechampii* auct. non Ten.; *Q. dalechampii* var. *aurea* (Wierzb.) Mátyás), *Q. petraea* (Matt.) Liebl. subsp. *petraea*, *Q. petraea* subsp. *polycarpa* (Schur) Soó (*Q. polycarpa* Schur), *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L. (аборигенні рослини).

Секція *Lobatae*

Quercus rubra L. (культивованій та натуралізований інвазійний вид). Відомі також поодинокі випадки спонтанного зростання в Україні ще одного чужорідного виду — *Q. palustris* Münchh. (Yavorska, Mosyakin, 2001).

Підрід *Cerris*

Секція *Ilex*

Quercus ilex L. (культивованій та інколи здичавілий)

Секція *Cerris*

Quercus cerris L. (аборигенний)

Крім того, ще декілька видів культивуються в ботанічних садах, парках, лісництвах і на присадибних ділянках (Lonachevskiy, Hryn, 1952; Ivchenko, 1987).

Quercus robur (дуб черешчатий) — одна з головних лісоутворюючих порід України. Це світлолюбний вид, для якого важливе верхнє освітлення крони при допустимості та навіть бажаності бокового затінення, особливо в молодому віці. Виділяють ранньо- та пізньоквітучі фенологічні форми *Q. robur* (Kitin, Funada 2016).

Quercus rubra (дуб червоний) — широколистяна високоросла лісова порода, здатна пристосовуватися до несприятливих екологічних умов і легко розповсюджуватися за допомогою плодів. До Європи вид був завезений у XVII столітті з Північної Америки. Поширений по всій території України. Має вищий ніж у *Q. robur* та *Q. petraea* потенціал адаптації до прогнозованих змін клімату (Nicolescu et al., 2020).

Quercus petraea (дуб скельний) росте в Карпатах, у гірському Криму, на південному заході

Лісостепу, зрідка трапляється у Поліссі. Особливості будови кореневої системи дозволяють краще забезпечувати рослину вологою (Didukh et al., 2004; Mijnsbrugge et al., 2016).

Quercus ilex (дуб кам'яний) на території України культивується на Південному березі Криму (Ivchenko, 1987; Plugatar et al., 2013). Це вічнозелені дерева, що ростуть дуже повільно та добре пристосовані до сухого жаркого клімату (David et al., 2007; Tsakaldimi et al., 2009).

Quercus pubescens (дуб пухнастий) росте на Поділлі, в Гірському Криму та на Південному березі Криму (Didukh et al., 2004). Віддає перевагу схилам, зазвичай не вище, ніж 500 м н. р. м. На Південному березі Криму верхня межа виду на північних схилах становить 560 м, на південних — 725 м (Plugatar et al., 2013). Деревя, які ростуть поодинокі, мають дуже широку та неправильну крону; у них часто розвиваються кілька стовбурів. Завдяки низькому рівню транспірації і морфологічним особливостям листових пластинок *Q. pubescens* добре пристосований до умов жаркого клімату з низьким рівнем опадів. За умов дефіциту вологи у цього виду посилюється виділення терпеноїдних і фенольних речовин (Genard-Zielinski et al., 2014).

Quercus aureus (дуб золотистий) росте на вапнякових, сухих і кам'янистих ґрунтах; у Закарпатті (рідко у передгірних лісах, 150–370 м н. р. м.) та зрідка трапляється в Криму. В українській літературі цей вид здебільшого наводився під помилковою назвою "*Q. dalechampii*", яка у вузькому розумінні насправді стосується ендемічного виду, поширеного в Італії. В Україні *Q. aureus* трапляється на північній та східній межі свого природного поширення (Ivchenko, 1987; Didukh et al., 2004).

Quercus cerris (дуб бургундський) в Україні росте в Закарпатті (Юлівські гори, Берегівське л-во, південні схили вулканічних пагорбів) та культивується на Південному березі Криму. В Україні знаходиться на північній та східній межі поширення (Ivchenko, 1987; Didukh et al., 2004).

Вивченню механізмів формування реакції-відповіді на абіотичні і біотичні стреси у представників роду *Quercus* присвячена низка досліджень. Повідомлялось, що стреси впливають на метаболізм, фотосинтез, сигналінг, ензиматичну активність, транскриптом і протеом дубів (Escandón et al., 2021). Ми зосередили увагу на роботах щодо вивчення впливу посухи, одного

з головних абіотичних стресорів, на ріст, продуктивність, фізіологічні та молекулярні характеристики видів роду *Quercus*, особливо тих видів, що зростають на теренах України.

Вплив посухи на плодоношення та проростання жолудів

Плоди дубів — жолуді є важливим компонентом в екосистемах, де поширені види *Quercus*. У жолудів так званих "білих дубів" (серед яких *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*) немає періоду спокою. Вони проростають восени, іноді навіть не впавши з дерева, і містять менше дубильних речовин, ніж жолуді "червоних дубів" (наприклад, *Q. rubra*). Після опадання жолуді червоних дубів зимують і проростають навесні. Дуби — однодомні рослини. Чоловічі квітки, зібрані у досить довгі, пониклі зеленувато-жовті сережки, з'являються приблизно за два тижні до появи набагато менших жіночих квіток, після чого відбуваються запилення і запліднення. У червоних дубів поява жіночих та чоловічих квіток і запилення проходить так само, як у білих, однак запліднення відбувається лише на третій рік, тоді й дозрівають жолуді. Процеси запилення та запліднення чутливі до температурних коливань і кількості вологи в ґрунті. Оптимальними вважаються теплі дні та прохолодні ночі. Висока температура повітря або заморозки та посуха порушують розвиток жолудів, що може призвести до раннього опадання. Несприятливі погодні умови спричиняють втрату до 55% жолудів чорного дуба (*Q. velutina*) і до 89% жолудів *Q. rubra*. Ріст і розвиток жолудів найбільше залежать від літньої посухи. Припускають, що весняні дощі в період дозрівання пилку впливають на зав'язування жолудів на другому році. Існують докази, що окремі дерева ніколи не плодоносять, або ж плодоносять дуже рідко (Finley, 2020). За даними Geburek et al. (2012), види *Q. robur* і *Q. petraea* продукують велику кількість пилку щороку і здатні за сприятливих умов давати рясний врожай жолудів.

В окремих роботах наголошується, що плодоношення дубів нерівномірне в різні роки, а продукування жолудів потребує значних внутрішніх ресурсів, і тому не відбувається кожного року (Herrera et al., 1998; Koenig et al., 2003). Запропоновано декілька гіпотез щодо періодичності продукування жолудів, які базуються

на динаміці накопичення і розподілу життєвих ресурсів рослин (Nussbaumer et al., 2021). Перша — *гіпотеза зберігання ресурсів*, вона передбачає накопичення ресурсів для найбільш рясного продукування жолудів і наступне їхнє вичерпання після активного плодоношення; друга — *гіпотеза перерозподілу ресурсів* базується на переміщенні ресурсів із вегетативних у генеративні органи і третя — *гіпотеза відповідності ресурсів* передбачає інвестування ресурсів одночасно у вегетативний і генеративний розвиток (рис. 1).

Дослідження генеративного та вегетативного розвитку *Q. robur* і *Q. petraea* показало, що, залежно від географічного регіону, квітання цих видів триває з початку квітня до початку травня. Жолуді розвиваються впродовж літа того ж року. Опадання плодів починається приблизно в кінці вересня і триває до кінця жовтня. Ріст стовбура починається на початку квітня і триває до жовтня. Виснаження ресурсів спостерігається після активного плодоношення, під час якого концентрація вуглецю у листках не зростає, а вміст азоту і фосфору знижується. Виявлено, що дуби розподіляють ресурси для генеративного та вегетативного росту одночасно (Nussbaumer et al., 2016, 2021; Caignard et al., 2017).

Посуха негативно впливає на врожайність, розмноження та відтворення деревних рослин. Так, за посухи зменшується розмір жолудів (Long, Joned, 1996) і посилюється ураження їх комахами (Espelta et al., 2008), змінюється фенологія продукування насіння (Peñuelas et al., 2002). Літня посуха негативно впливає на розвиток та дозрівання жолудів *Q. ilex*, урожайність котрого зменшується на 59% (Espelta et al., 2008). За умов тривалої помірної посухи (зменшення кількості опадів до 15%) зменшувались численність репродуктивних дерев *Q. ilex*, середня кількість утворених на них жіночих квіток, врожай жолудів (Ogaya, Penuels, 2007; Sánchez-Humanes, Espelta, 2011) та суттєво зростала абсцисія (Espelta et al., 2008).

Плодоношення у найбільш поширених видів дубів починається, коли дерева досягають віку, за різними даними, від 20 до 80 років. Дерева, які ростуть поодинокі, починають плодоносити раніше, ніж дерева у насадженнях. З віком урожайність підвищується, що пов'язано не лише зі зміною фізіологічного стану дерев, а й

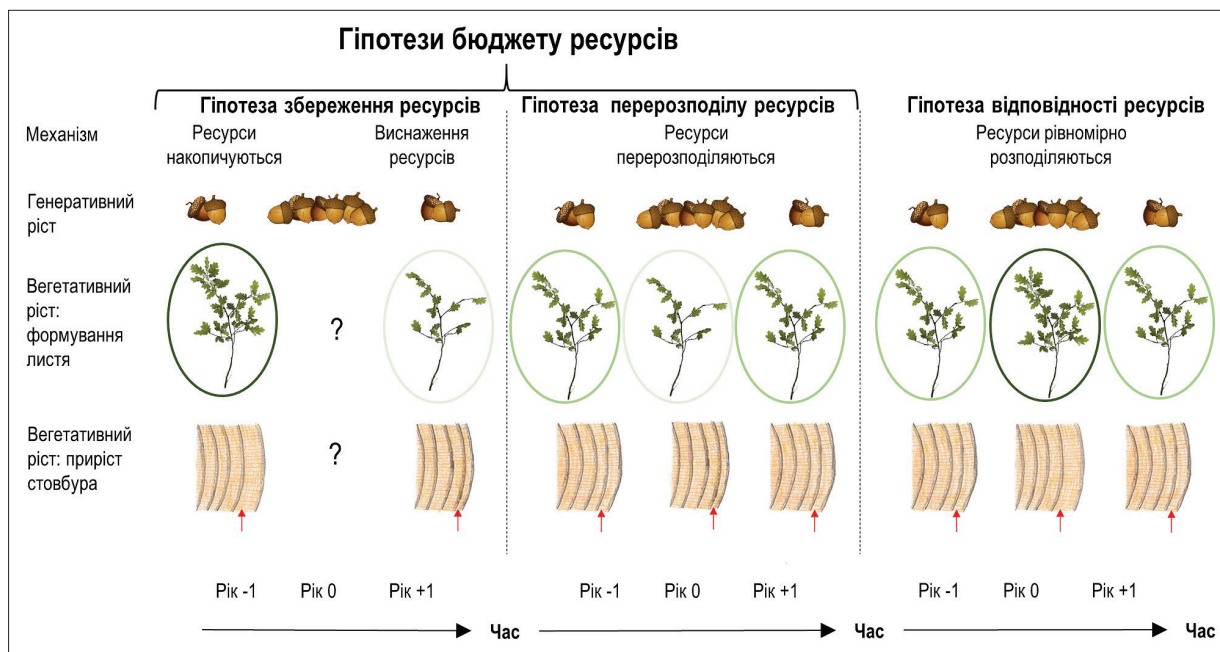


Рис. 1. Схематичне зображення гіпотез, згідно з якими відбувається продукування жолудів відповідно до динаміки внутрішніх ресурсів. *Гіпотеза збереження ресурсів*: ресурси накопичуються для продукування значної кількості жолудів. *Гіпотеза перерозподілу ресурсів*: спрямування ресурсів від вегетативного на генеративний ріст і розвиток. *Гіпотеза відповідності ресурсів*: ресурси рівномірно розподіляються між вегетативним і генеративним ростом і розвитком. Позначки: "?" — динаміка ресурсів може змінюватися в рік (роки) рясного врожаю; червоні стрілки — приріст стовбура поточного року; "-1" — рік до рясного продукування жолудів; "0" — рік рясного врожаю жолудів; "+1" — рік після рясного врожаю жолудів (адаптовано за Nussbaumer et al., 2021)

Fig. 1. Hypotheses of acorn production. *Resource storage hypothesis*: resources are accumulated to support the production of a significant number of acorns. *Resource switching hypothesis*: allocation of resources shifts from vegetative to generative growth and development. *Resource matching hypothesis*: resources are distributed evenly between vegetative and generative growth and development. "?" — indicates that resources dynamics may vary in the year(s) of abundant harvest; red arrows represent trunk growth in the current year; "-1" — refers to the year before abundant acorn production, "0" — represents the year of abundant acorn harvest; "+1" denotes the year following abundant acorn harvest (adapted from Nussbaumer et al., 2021)

зі збільшенням розміру крон і кількості плодоносних пагонів. Плодоношення стає помітним у середньовікових насадженнях, залишаючись на високому рівні до віку фізіологічної старості, коли воно поступово припиняється. Ріст дубів у висоту продовжується 120–200 років, а приріст у ширину — протягом всього життя (Kovalenko, 2018; Musiyenko, 2018).

На формування жолудів впливають сильні весняні дощі, повені у вегетаційний період, високі та низькі температури, а ранні заморозки серйозно пошкоджують квітки дубів, що призводить до поганого запилення. Червоні дуби рясно плодоносять кожні 3–5 років, тоді як білі — один раз у 4–7 років. Пошкодження жолудів шкідниками або патогенами також

пов'язано з екологічними умовами. У роки активного плодоношення ріст стовбура та загальна біомаса листків не зменшуються навіть за рахунок утворення нових листків, що вказує на здатність компенсувати зниження біомаси окремих листків (Nussbaumer et al., 2016; Caignard et al., 2017).

При проростанні жолудів *Q. ilex* має місце типова трифазна крива поглинання води, знижується вміст сахарози та збільшується глюкози і фруктози. Для зрілих жолудів характерні низькі рівні абсцизової (АБК) і високі гібереллової (ГК₃) кислот. Після проростання за високого вмісту ГК₃ збільшуються кількість індоліл-3-оцтової кислоти (ІОК) та цитокінінів, що зазвичай спостерігається під час росту та розвитку.

Показано, що у жолудях експресія генів, відповідальних за посухостійкість, зменшується зі збільшенням вмісту води. Одразу після абсцизії активізуються гени, задіяні в метаболізмі, а важливість активних форм кисню (АФК) під час проростання проявляється у високих рівнях транскриптів генів *Sod* і *Gst*, що містяться в зрілих жолудях (Romero-Rodríguez et al., 2018). Чутливість жолудів *Q. ilex* до посухи спостерігається на тлі низького рівня АБК (Ali-Rachedi et al., 2004). Вміст гормону у зрілих осях ембріонів *Q. ilex* становить $6,4 \pm 1,0$ нг/г сирової речовини (Romero-Rodríguez et al., 2018).

За морфологічними та фізіологічними ознаками виділяють чотири стадії розвитку зародків *Q. robur*. Максимальне накопичення АБК відповідає проміжній стадії дозрівання (стадія III), після чого вміст гормону знижується наприкінці пізньої фази дозрівання (стадія IV). Високі рівні ІОК притаманні початку росту ембріона, коли відбувається експоненційний ріст (стадія II), проте знижуються під час подальшого розвитку. Крохмаль накопичується поступово в процесі дозрівання. На IV стадії (напередодні осипання), вміст його значно зростає. На I та II стадіях суттєво збільшується рівень проліну. Експресія проростання вища на безгормональному середовищі, зокрема серед зародків II та III стадій. Варіації рівнів фітогормонів (АБК) у поєднанні зі змінами вмісту води в тканинах є важливими факторами розвитку зародків *Q. robur* (Prewein et al., 2006). Зміни вмісту води розглядаються як відносно ефективний показник розвитку насіння і використовуються для визначення фізіологічної зрілості. Вміст води в ньому після запліднення зазвичай високий і зменшується з розвитком насіння до фізіологічної зрілості. Вважається, що десикація покращує частоту проростання за рахунок зниження вмісту АБК, або зміни чутливості до гормону (Prewein et al., 2006).

При проростанні жолудів *Q. robur* на агарі різної концентрації за умов зниження вологості та зростання в'язкості й осмотичного потенціалу спостерігається затримка розвитку ембріонів. Проліферація ембріогенної тканини, швидкість проростання та кількість утворених ембріонів знижуються. Під час дозрівання вміст води в ембріонах поступово зменшується з 94 до 80%. На тлі зменшення осмотичного потенціалу знижується рівень АБК, яка разом

із проліном впливає на дозрівання та якість соматичних зародків (Prewein et al., 2004). Повідомлялось, що збільшення концентрації агару до 1% та подальша втрата 20–25% вологи прискорюють дозрівання та проростання соматичних зародків *Q. robur* в культурі *in vitro*. У зрілих ембріонах вміст проліну зростає майже в 16 разів, а рівень ендогенної АБК зменшується вдвічі (Sunderlikova, Wilhelm, 2002; Prewein et al., 2006). Праймування розчином ГК₃ активувало проростання жолудів, стимулювало ріст рослин *Q. robur* та уповільнювало ріст рослин *Q. rubra*. Екзогенна ГК₃ не знімала синдрому появи недружніх сходів, але покращувала життєздатність жолудів, сприяючи збільшенню кількості сходів (Kosakivska et al., 2022a). Обробка розчином сигнальної молекули-медіатора бактеріального походження N-гексаноїл-L-гомосеринлактону (C₆-ГГЛ) індукувала зростання біомаси сім'ядолей та прискорювала використання поживних речовин проростками *Q. robur*. Суха біомаса у коренях проростків *Q. robur* і пагонах *Q. rubra* зросла відповідно на 103% та 153%. Зафіксовано збільшення кількості, довжини, біомаси та загальної площі листків, а також зміни в архітектурі кореневої системи обох видів, які проявилися у формуванні численних бічних коренів (Kosakivska et al., 2022b).

Вплив посухи на ріст молодих рослин

У видів роду *Quercus* спостерігається циклічність між ростом пагонів та кореневої системи. Інтенсивний ріст у весняний період та накопичення запасів вуглецю в кореневій системі розглядаються як стратегія запобігання посузі, завдяки якій рослини отримують доступ до води в глибинних шарах ґрунту (Sanz-Pérez et al., 2009). Встановлено, що за постійних умов середовища у саджанців *Q. alba* та *Q. marilandica* синхронно з чіткою періодичністю розвиваються корені і пагони. Розвиток стрижневого і бічних коренів відбувається на тлі припинення ростових процесів надземної частини. Під час росту пагонів ріст коренів у саджанців і дорослих дерев гальмується (Reich et al., 1980; Harmer, 1990).

Корені, які першими зазнають впливу ґрунтової посухи, відіграють ключову роль у сприйнятті сигналу та формуванні реакції-відповіді. Корені забезпечують вологою та мінеральними поживними речовинами інші органи рослини і синтезують фітогормони, задіяні у трансдукції

стрессового сигналу (Ghosh, Xu, 2014). Пристосованість *Q. ilex* до сухого спекотного клімату обумовлена, зокрема, будовою кореневої системи, яка завдяки глибинному заляганню, великій площі та швидким темпам росту ефективно поглинає вологу з ґрунту. Разом із цим дрібні склерофільні листки *Q. ilex* характеризуються мінімальною транспірацією та економічним використанням води (David et al., 2007; Tsakalidimi et al., 2009).

Нестача води може стимулювати ріст коренів та пригнічувати розвиток надземної частини (Yamaguchi, Sharp, 2010). Так, за умов посухи корені саджанців *Q. petraea* розвивалися краще за пагони, що дозволило рослині отримувати вологу з глибинних горизонтів ґрунту (Broadmeadow, Jakson, 2000; Thomas, Gausling, 2000). Повідомлялось, що за дії посухи зменшувалась біомаса головного та бічних коренів дворічних рослин *Q. ilex*, *Q. pubescens* і *Q. robur*. Більш чутливою виявилася коренева система *Q. robur* (Alonso et al., 2014). Накопичення біомаси у *Q. ilex* відбувалося в коренях, де утворювалися значні запаси крохмалю і ліпідів (Sanz-Pérez et al., 2009). Очікується, що ареал *Q. ilex* не скоротиться, а навпаки — розшириться за умов прогнозованих кліматичних змін (David et al., 2007; Bussotti et al., 2014).

У низці публікацій повідомлялось, що в період відновлення після посухи у рослин *Q. petraea*, *Q. robur* та *Q. pubescens* зменшувалось накопичення біомаси (Broadmeadow, Jakson, 2000; Thomas, Gausling, 2000; Arend et al., 2011; Kuster et al., 2011). За тривалої посухи втрати біомаси пагонів у *Q. robur* були більшими, ніж у *Q. petraea* (Fonti et al., 2013). За вологості ґрунту 20–25% у дво- і трирічних рослин *Q. robur* гальмувався ріст надземної частини, проте у період відновлення впродовж вегетації відставання компенсувалось (Spieß et al., 2012). За нестачі ґрунтової вологи у проростків *Q. ilex*, *Q. cerris* і *Q. pubescens* значно зменшувалась суха біомаса, спостерігався некроз листків (Cotrozzi et al., 2016).

Після ранньої літньої посухи повторний полив значно підвищує ймовірність утворення додаткових пагонів у однорічних саджанців *Q. petraea*. Показано, що чим менші саджанці, тим більше пагонів вони утворюють. Водночас посуха значно уповільнює розвиток верхівкових бруньок. В умовах щільного вирощування (декілька саджанців на горщик) конкуренція за

воду призводить до формування додаткових пагонів. Зменшення росту пагонів у вегетаційний період і ранній перехід до стану спокою верхівкових бруньок мінімізують ризики пошкодження від морозів незалежно від ступеня обводнення ґрунту (Turcsán et al., 2016). Після тривалої посухи за відновлення поливу саджанців *Q. petraea* посилювався ріст пагонів та затримувався розвиток верхівкових бруньок (Turcsán et al., 2016). Припускають, що за умов посухи шляхом гормональної взаємодії між ендогенними ауксинами і цитокінінами регулюється перехід до стану спокою та розпускання бруньок (Cline, Harrington, 2006; Leyser, 2009; Müller, Leyser, 2011; Su et al., 2011; Vanstraelen, Benková, 2012).

Показано, що приріст стовбура *Q. robur* і *Q. petraea* відбувається більш інтенсивно в роки активного плодоношення жолудів (Lebourgeois et al., 2018). На ріст стовбура *Q. robur* і *Q. petraea* позитивно впливає велика кількість опадів попередньої осені (Michelot et al., 2012), негативно — холодна та посушлива зима (Lebourgeois et al., 2004), а також холодний або сухий травень і літо (Mérian et al., 2011). Значні опади влітку індукують інтенсивний ріст стовбура *Q. robur* і *Q. petraea* (Piovesan, Adams, 2001; Michelot et al., 2012; Scharnweber et al., 2013). За дефіциту води у коренях *Q. ilex* і *Q. robur* ростові кільця мали більш чіткі межі (Mrak et al., 2019).

Після сильної посухи старіння листків однорічних саджанців *Q. petraea* настає пізніше. За цей так званий "компенсаційний час" рослини відновлюються перед наступним фінальним етапом старіння. Однак чутливість саджанців до ранніх осінніх заморозків зростає, оскільки затримується зміцнення пагонів (Mijnsbrugge et al., 2016).

Фізіологічні та молекулярні складові адаптаційної відповіді на посуху

Стресові умови викликають зміни в фотосинтетичному апараті. Повідомлялось, що посуха впливала на стан продихового апарату видів роду *Quercus*. Так, у листках молодих рослин *Q. cerris* і дорослих дерев *Q. petraea* зневоднення індукувало закриття продихів, що допомагало зберегти рослинам водний потенціал (Vivian et al., 1993; Cochard et al., 1996; Cotrozzi et al., 2016). Досить детально досліджений пігментний комплекс видів роду *Quercus*. Показано, що у листках *Q. pubescens* та *Q. brantii* Lindl.

за недостатнього зволоження зменшувався вміст хлорофілів та каротиноїдів (Contran et al., 2013; Jafarnia et al., 2018). За умов посухи в листках середземноморського виду *Q. suber* L. спостерігалось зменшення вмісту хлорофілу, тоді як пігментний комплекс *Q. coccifera* L. і *Q. ilex* залишався незмінним (Peguero-Pina et al., 2009). Відсутність суттєвих змін у вмісті пігментів в листках *Q. ilex* вказує на незначні пошкодження фотосинтетичного апарату за дії посухи (San-Eufrasio et al., 2020). Фотозахисні механізми, залучені у формування відповіді на посуху, були проаналізовані у вічнозелених (*Q. suber*, *Q. coccifera* та *Q. ilex*) та листопадних (*Q. robur* та *Q. pubescens*) видів роду *Quercus*. Виявилось, що як у листопадних, так і вічнозелених видів, які зростають за контрастних кліматичних умов, важливу роль у фотозахисті відіграє розсіювання енергії за участі пігментів ксантофільного циклу (García-Plazaola et al., 2017). Так, за умови посухи зростає вміст каротиноїдів у листках *Q. ilex* та *Q. pubescens* (Alonso et al., 2014). Повідомлялось також, що за нестачі вологи значно пригнічувалася фотосинтетична активність у листках *Q. cerris* (Cotrozzi et al., 2016). За мінливих умов навколишнього середовища виживання дерев значною мірою залежить від здатності ксилеми забезпечити надходження води до крони (Zwieniecki, Secchi, 2015). За умов посухи порушується транспортування води в тканинах ксилеми, що призводить до відмирання окремих пагонів та коренів (Barigah et al., 2013).

Виживання за тривалої посухи пов'язане зі стратегією набуття стійкості на клітинному рівні, а саме: із синтезом задіяних в антиоксидантному захисті сполук, захисті мембран і протеїнів від денатурації, деградації зруйнованих протеїнів і використанні їхніх структурних блоків для синтезу нових білків (Wang et al., 2003; Dolferus, 2014). Окислювальне пошкодження, викликане посухою, було досліджено на видах роду *Quercus* за допомогою низки класичних біохімічних підходів, таких як вивчення вмісту активних форм кисню (АФК) (H_2O_2 і O_2) та показників перекисного окислення ліпідів (з визначенням вмісту малонового діальдегіду (MDA) і активності антиоксидантних ферментів супероксиддисмутази (SOD), пероксидази (POD), каталази (CAT), аскорбатпероксидази (APX), глутатіонредуктази (GR), поліфенолоксидази

(PPO), дегідроаскорбатредуктази (DR) і монодегідроаскорбатредуктази (MR). У відповідь на дію посухи (так само, як і на дію інших абіотичних і біотичних стресорів) у видів роду *Quercus* значно зростає вміст АФК (переважно O_2 та H_2O_2), причому більш інтенсивні зміни відбувались за поєднання різних негативних впливів (Contran, 2013; Alonso et al., 2014; Ghanbary, 2020). Підвищення рівнів супероксидних радикалів, перекису водню та МДА спостерігалось у кількох видів роду *Quercus* у відповідь на дію посухи (Jafarnia et al., 2018) та одночасну дію посухи і високої температури (Contran et al., 2013). Так, у листках *Q. brantii* (Jafarnia et al., 2018), *Q. pubescens* (Contran et al., 2013), *Q. infectoria* G. Olivier та *Q. libani* G. Olivier (Ghanbary et al., 2020) зростає вміст антиоксидантних ферментів SOD і POD, тоді як у листках *Q. ilex* значно підвищувались рівні APX, GR і CAT (Jafarnia et al., 2018; Nogués et al., 2014).

Вміст цукрів та амінокислот — первинних метаболітів, рівень фенолів та активність ключових ферментів, залучених у шляхи вторинного метаболізму, частково досліджені у представників роду *Quercus*. Так, повідомлялось, що в умовах посухи підвищувався вміст цукрів та амінокислот (переважно проліну) у *Q. brantii*, *Q. libani*, *Q. cerris* та *Q. infectoria*, що суттєво покращувало захист від осмотичного стресу і запобігало втраті вологи (Jafarnia et al., 2018; Ghanbary et al., 2020). Водночас у *Q. ilex* і *Q. suber* вміст цукрів та амінокислот не змінювався (San-Eufrasio et al., 2020). Стимулювання вторинного метаболізму під час стресу у видів роду *Quercus* проявлялось у збільшенні вмісту фенольних сполук і флавоноїдів та зростанні активності фенілаланін-аміак-ліази (PAL) (Nogués et al., 2014; Jafarnia et al., 2018; Ghanbary et al., 2020; San-Eufrasio et al., 2020). Разом із цим у *Q. suber* не зафіксовано збільшення вмісту цих сполук під час посухи (Díaz-Guerra et al., 2019), тоді як у рослин *Q. ilex* та *Q. pubescens* вміст флавоноїдів зменшувався (Alonso et al., 2014).

Фрагментарно досліджено фітогормональну систему та участь її компонентів у трансдукції сигналів за дії посухи у представників роду *Quercus*. Зокрема повідомлялось, що за нестачі вологи у листках рослин *Q. cerris* та *Q. ilex* зростає вміст ендогенних абсцизової (АБК), жасмонової (ЖК), саліцилової (СК) кислот, етилену та проліну (Cotrozzi et al., 2016, 2017a).

Таблиця 1. Узагальненні відомості про фізіолого-біохімічні та молекулярні дослідження видів роду *Quercus*, що ростуть на території УкраїниTable 1. Generalized information on physiological, biochemical, and molecular studies of the species of *Quercus* occurring in Ukraine

Вид	Наявні дослідження	Посилання
<i>Quercus robur</i>	Секвеновано повний геном Визначені ДНК маркери посухостійкості Вплив посухи на транскриптом	Plomion et al., 2016, 2018 Truffaut et al., 2017 Le Provost et al., 2016 Kotrade et al., 2019 Madritsch et al., 2019
<i>Quercus rubra</i>	Секвеновано хлоропластний геном Визначені ДНК маркери посухостійкості Вплив посухи на метаболом	Pang et al., 2019 Khodwekar, Gailing, 2017 Lind-Riehl, Gailing, 2017 Top et al., 2017 Suseela et al., 2020
<i>Quercus ilex</i>	Визначені ДНК маркери посухостійкості Вплив посухи на вміст фотосинтетичних пігментів, проліну; перекисне окислення ліпідів Вплив посухи на вміст фотосинтетичних пігментів Вплив посухи на вміст АФК, проліну та баланс ендогенних фітогормонів Вплив посухи на вміст АБК Вплив посухи на вміст фотосинтетичних пігментів, цукрів, фенолів та амінокислот Вплив посухи на транскриптом Вплив посухи на протеом Вплив посухи на метаболом	Sork et al., 2016 Fernandez i Marti et al., 2018 Cotrozzi et al., 2016 García-Plazaola et al., 2017 Cotrozzi et al., 2017b Peguero-Pina et al., 2018 San-Eufrasio et al., 2020 Guerrero-Sánchez et al., 2017, 2019 Kotrade et al., 2019 Madritsch et al., 2019 Simova-Stoilova et al., 2018 Gargallo-Garriga et al., 2018 Mu et al., 2018 Rodríguez-Calcerrada et al., 2018
<i>Quercus petraea</i>	Визначені ДНК маркери посухостійкості	Rellstab et al., 2016 Truffaut et al., 2017
<i>Quercus pubescens</i>	Вплив посухи на транскриптом Вплив посухи на вміст фотосинтетичних пігментів, проліну та перекисне окислення ліпідів Вплив посухи на метаболом	Le Provost et al., 2016 Cotrozzi et al., 2016 García-Plazaola et al., 2017 Genard-Zielinski et al., 2018

Посуха індукує відбір ознак, які забезпечують ріст і виживання рослин за нестачі вологи. На вивченні генів, залучених до місцевої адаптації, сфокусована ландшафтна геноміка. Гени, пов'язані з адаптацією до умов середовища, ідентифіковані у рослин *Q. suber*, *Q. lobata* Née, *Q. oleoides* Schltdl. & Cham., *Q. petraea* та *Q. robur* (Rellstab et al., 2016; Sork et al., 2016; Browne et al., 2019; Escandón et al., 2021). У *Q. robur*, *Q. lobata* та *Q. suber* секвенований повний геном,

у багатьох інших видів секвеновано геном хлоропластів, у *Q. variabilis* — мітохондріальний геном (Escandón et al., 2021). Наявність секвенованих геномів забезпечує доступ до необхідної інформації про гени та їхні функції, а також характеризує нові фенотипи та зміни експресії генів, пов'язані з певними фенотиповими ознаками (Harfouche et al., 2014).

Більшість реакцій-відповідей на посуху на рівні виду постійні, тоді як окремі реакції варіюють

у популяціях залежно від умов зростання. При вивченні шести популяцій *Q. lobata*, які знаходились у контрастних кліматичних умовах, були визначені екофізіологічні ознаки реакції на зневоднення та проаналізовано експресію генів у порівнянні з рослинами контрольної групи, що росли на добре зволоженому ґрунті. Популяції мали однакове значення точки втрати тургору під час висихання ґрунту. Диференціальний аналіз виявив, що у відповідь на стрес відбувалась експресія 689 спільних для всіх популяцій генів і 470 специфічних, що засвідчило пластичність реакції на посуху (Mead et al., 2019). Визначені ядерні та хлоропластні мікросателітні маркери посухостійкості фенотипів *Q. ilex*, що зростають у різних регіонах Андалузії (Fernandez, Martí et al., 2018). У видів *Q. dentata* Thunb. та *Q. mongolica* Fisch. ex Ledeb. виявлена кореляція між ядерними мікросателітними маркерами та умовами навколишнього середовища (Nagamitsu et al., 2019).

Протеоміка та метаболоміка розглядаються як перспективні підходи для фенотипування рослин на стресостійкість (Dolferus, 2014). Разом із цим, протеоміка майже не використовувалася для вивчення деревних рослин, у тому числі видів роду *Quercus*. Більшість протеомних досліджень, присвячених вивченню участі білків у формуванні відповіді на стреси, були виконані на рослинах *Q. ilex*. У протеомі листків однорічних рослин *Q. ilex* виявлено 14 білків вуглеводного та білкового обміну, які вказують на мобілізацію запасних білків і вуглеводів та пригнічення фотосинтезу за умов посухи (Jorge et al., 2006; Echevarría-Zomeño et al., 2009). Показано, що за умов посухи у листках *Q. ilex* зменшувався біосинтез білків, задіяних у процесі фотосинтезу (Valero-Galván et al., 2013). Завдяки протеомному аналізу були відібрані посухостійкі генотипи *Q. ilex* (Echevarría-Zomeño et al., 2009; Valero-Galván et al., 2013; Simova-Stoilova et al., 2018). Повідомлялось про дослідження з молодими рослинами *Q. robur*, які піддавали впливу тривалої модельованої посухи. Порівняння морфологічних і протеомних результатів показало, що рослини спочатку впорались зі стресом, але тривалі періоди посухи спричинювали накопичення моно- та дисахаридів у листках, гальмували ріст і продуктивність (Sergeant et al., 2011). Аналізуючи результати вивчення впливу посухи на фенологічні,

фізіолого-біохімічні та молекулярні характеристики видів роду *Quercus*, які ростуть на теренах України, ми дійшли висновку, що вони мають фрагментарний характер і потребують подальшого розвитку (див. табл. 1).

Найбільш досліджено вид *Q. ilex*. Натомість здебільшого лишається поза увагою *Q. robur* — головний лісоутворюючий вид, що зростає в Україні. Не вивчено вплив посухи на ключові метаболічні процеси, антиоксидантний захист, фітогормональну систему *Q. robur*. За допомогою системної біології можливо отримати більш повну картину реакції рослин на стрес, виявити взаємозв'язок між різними молекулярними рівнями, біохімічними, фізіологічними та морфологічними характеристиками (Breitling, 2010). Певні позитивні наробки у цьому напрямку відомі. Так, завдяки інтеграції даних транскриптоміки, протеоміки та метаболоміки була реконструйована мережа метаболічних шляхів *Q. ilex*, яка об'єднала вуглеводний та енергетичний обмін, метаболізм амінокислот, ліпідів, нуклеотидів і біосинтез вторинних метаболітів (López-Hidalgo et al., 2018). Інтеграція даних, отриманих при вивченні метаболому та фізіолого-біохімічних показників, сприяла більш глибокому аналізу реакції на посуху та реабілітації проростків *Q. suber* (Almeida et al., 2020).

Висновки

Аридизація клімату, збільшення тривалості літньої посухи, зневоднення ґрунтів є серйозною загрозою для європейських лісів, зокрема для представників роду *Quercus*. Стійкість до посухи є складним багаторівневим процесом, що включає велику кількість реакцій та індукує морфологічні, фізіологічні та молекулярні адаптаційні зміни. Синтез фенологічних, біохімічних і молекулярних методичних підходів для вивчення реакції видів роду *Quercus* на посуху сприяє розумінню того, як формується посухостійкість і в подальшому допоможе отримати нові толерантні або резистентні фенотипи. На сьогодні розроблені методології вивчення геному, транскриптому, протеому та метаболому, які разом із класичними морфологічними, фізіологічними, біохімічними дослідженнями поглиблюють наші знання щодо формування посухостійкості видів роду *Quercus*. Однак, інформація про цей рід є розрізною та

фрагментарною, а подальше вивчення потребує координації та співпраці екологів, екофізіологів, генетиків, інженерів лісового господарства та молекулярних біологів.

Подяки

Автори публікації висловлюють щирі подяку Ігорю Г. Ольшанському та Ганні В. Бойко за надання консультацій та доброзичливе обговорення матеріалів.

Публікація містить результати досліджень, проведених у рамках проекту, що фінансується Національною Академією наук України (договір № 8-22 від 04.01.2022 р.) "Визначення

структурно-функціональних та молекулярних ознак стійкості дубу звичайного (*Quercus robur* L.) до аридизації клімату України" (2022-2023 рр.).

Дотримання етичних норм

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

I.B. Косаківська: [ID https://orcid.org/0000-0002-2173-8341](https://orcid.org/0000-0002-2173-8341)

Л.В. Войтенко: [ID https://orcid.org/0000-0003-0380-0807](https://orcid.org/0000-0003-0380-0807)

В.А. Васюк: [ID https://orcid.org/0000-0003-1069-9698](https://orcid.org/0000-0003-1069-9698)

М.М. Щербатюк: [ID https://orcid.org/0000-0002-6453-228X](https://orcid.org/0000-0002-6453-228X)

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Ali-Rachedi S., Bouinot D., Wagner M. H., Bonnet M., Sotta B., Grappin P., Jullien M. 2004. Changes in endogenous abscisic acid levels during dormancy release and maintenance of mature seeds: studies with the Cape Verde Islands ecotype, the dormant model of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 219(3): 479–488. <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1251-4>
- Almeida T., Pinto G., Correia B., Goncalves S., Meijon M., Escandon M. 2020. In-depth analysis of the *Quercus suber* metabolome under drought stress and recovery reveals potential key metabolic players. *Plant Science*, 299: 110606. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110606>
- Alonso R., Elvira S., González-Fernández I., Calvete H., García-Gómez H., Bermejo V. 2014. Drought stress does not protect from ozone effects: results from a comparative study of two subspecies differing in ozone sensitivity. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 16(2): 375–384. <https://doi.org/10.1111/plb.12073>
- Arend M., Kuster T., Günthardt-Goerg M.S., Dobbertin M. 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology*, 31: 287–297. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq004>
- Barigah T.S., Charrier O., Douris M., Bonhomme M., Herbette S., Ameglio T., Cochard H. 2013. Water stress-induced xylem hydraulic failure is a causal factor of tree mortality in beech and poplar. *Annals of Botany*, 112: 1431–1437. <https://doi.org/10.1093/aob/mct204>
- Breitling R. 2010. What is systems biology? *Frontiers in Physiology*, 1-2010: Article 9, 1–5. <https://doi.org/10.3389/fphys.2010.00009>
- Broadmeadow M.S.J., Jakson S.B. 2000. Growth responses of *Quercus petraea*, *Fraxinus excelsior* and *Pinus sylvestris* to elevated carbon dioxide, ozone and water supply. *New Phytologist*, 146: 437–452. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00665.x>
- Browne L., Wright J.W., Fitz-Gibbon S., Gugger P.F., Sork V.L. 2019. Adaptational lag to temperature in valley oak (*Quercus lobata*) can be mitigated by genome-informed assisted gene flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*, 116(50): 25179–25185. <https://doi.org/10.1073/pnas.190877111>
- Brus R. 2011. *Dendrology for Foresters*. Ljubljana: Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, 408 pp.
- Bussotti F., Ferrini F., Pollastrini M., Fini A. 2014. The challenge of Mediterranean sclerophyllous vegetation under climate change: from acclimation to adaptation. *Environmental and Experimental Botany*, 103: 80–98. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.013>
- Caignard T., Kremer A., Firmat C., Nicolas M., Venner S., Delzon S. 2017. Increasing spring temperatures favor oak seed production in temperate areas. *Scientific Reports*, 7(1): 8555. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09172-7>
- Cline M.G., Harrington C.A. 2006. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. *Canadian Journal of Forest Research*, 37: 74–83. <https://doi.org/10.1139/x06-218>
- Cochard H., Bréda N., Granier A. 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? *Annals of Forest Science*, 53: 197–206. <https://doi.org/10.1051/forest:19960203>
- Contran N., Günthardt-Goerg M.S., Kuster T.M., Cerana R., Crosti P., Paoletti E. 2013. Physiological and biochemical responses of *Quercus pubescens* to air warming and drought on acidic and calcareous soils. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, 15(Suppl. 1): 157–168. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00627.x>

- Cotrozzi L., Remorini D., Pellegrini E., Landi M., Massai R., Nali C., Guidi L., Lorenzini G. 2016. Variations in physiological and biochemical traits of oak seedlings grown under drought and ozone stress. *Physiologia Plantarum*, 157(1): 69–84. <https://doi.org/10.1111/ppl.12402>
- Cotrozzi L., Remorini D., Pellegrini E., Guidi L., Lorenzini G., Massai R., Nali C., Landi M. 2017a. Cross-talk between physiological and metabolic adjustments adopted by *Quercus cerris* to mitigate the effects of severe drought and realistic future ozone concentrations. *Forests*, 8: 148. <https://doi.org/10.3390/f8050148>
- Cotrozzi L., Pellegrini E., Guidi L., Landi M., Lorenzini G., Massai R., Remorini D., Tonelli M., Trivellini A., Vernieri P., Vernieri P., Nali C. 2017b. Losing the warning signal: Drought compromises the cross-talk of signaling molecules in *Quercus ilex* exposed to ozone. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1020. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01020>
- David T.S., Henriques M.O., Kurz-Besson C., Nunes J., Valente F., Vaz M., Pereira J.S., Siegwolf R., Chaves M.M., Gazariani L.C., David J.S. 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiology*, 27: 793–803. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.6.793>
- Denk T., Grimm G.W., Manos P.S., Deng M., Hipp A.L. 2017. An updated infrageneric classification of the oaks: Review of previous taxonomic schemes and synthesis of evolutionary patterns. In: E. Gil-Pelegrín, J. Peguero-Pina, D. Sancho-Knapik (eds). *Oaks physiological ecology. Exploring the functional diversity of genus Quercus L. Tree Physiology*. Vol 7. Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5_2
- Díaz-Guerra L., Llorens L., Bell T.L., Font J., González J.A., Verdaguer D. 2019. Physiological, growth and root biochemical responses of *Arbutus unedo* and *Quercus suber* seedlings to UV radiation and water availability before and after aboveground biomass removal. *Environmental and Experimental Botany*, 168: 103861. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103861>
- Didukh Ya.P., Burda R.I., Zyman S.M., Korotchenko I.A., Fedoronchuk M.M., Fitsaylo T.V. 2004. *Екофлора України*. Vol. 2. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, 480 pp. [Дідух Я.П., Бурда Р.І., Зиман С.М., Коротченко І.А., Федорончук М.М., Фіцайло Т.В. 2004. *Екофлора України*. Т. 2. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 480 с.]
- Dolferus R. 2014. To grow or not to grow: a stressful decision for plants. *Plant Science*, 229: 247–261. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.10.002>
- Echevarría-Zomeño S., Ariza D., Jorge I., Lenz C., Del Campo A., Jorrín J.V., Navarro R.M. 2009. Changes in the protein profile of *Quercus ilex* leaves in response to drought stress and recovery. *Journal of Plant Physiology*, 166(3): 233–245. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2008.05.008>
- Escandón M., Castillejo M.Á., Jorrín-Novo J.V., Rey M.-D. 2021. Molecular Research on Stress Responses in *Quercus* spp.: From Classical Biochemistry to Systems Biology through Omics Analysis. *Forests*, 12(3): 364. <https://doi.org/10.3390/f12030364>
- Espelta J.M., Cortés P., Molowny-Horas R., Sánchez-Humanes B., Retana J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology*, 89(3):805–817. <https://doi.org/10.1890/07-0217.1>
- Espelta J.M., Cortés P., Molowny-Horas R., Sánchez-Humanes B., Retana J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology*, 89(3): 805–817. <https://doi.org/10.1890/07-0217.1>
- Fernández i Martí A., Romero-Rodríguez C., Navarro-Cerrillo R., Abril N., Jorrín-Novo J., Dodd R. 2018. Population genetic diversity of *Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp. reveals divergence in recent and evolutionary migration rates in the Spanish dehesas. *Forests*, 9: 337. <https://doi.org/10.3390/f9060337>
- Finley J. 2020. Acorns: A Fickle Crop? <https://ecosystems.psu.edu/research/centers/private-forests/news/acorns-a-fickle-crop>
- Fonti P., Heller O., Cherubini P., Rigling A., Arend M. 2013. Wood anatomical responses of oak saplings exposed to air warming and soil drought. *Plant Biology*, 15: 210–219. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677>
- García-Plazaola J.L., Hernández A., Fernández-Marín B., Esteban R., Peguero-Pina J.J., Verhoeven A., Cavender-Bares J. 2017. Photoprotective mechanisms in the Genus *Quercus* in response to winter cold and summer drought in oaks physiological ecology. In: *Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L.* In: *Tree Physiology*. Vol. 7. Eds E. Gil-Pelegrín, J. Peguero-Pina, D. Sancho-Knapik. Springer Cham, pp. 361–391. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-69099-5>
- Gargallo-Garriga A., Preece C., Sardans J., Oravec M., Urban O., Peñuelas J. 2018. Root exudate metabolomes change under drought and show limited capacity for recovery. *Scientific Reports*, 8(1): 12696. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-30150-0>
- Geburek T., Hiess K., Litschauer R., Milasowsky N. 2012. Temporal pollen pattern in temperate trees: expedience or fate? *Oikos*, 121: 1603–1612. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20140.x>
- Genard-Zielinski A.-C., Boissard C., Ormeño E., Lathièrre J., Reiter I.M., Wortham H., Orts J.-P., Temime-Roussel B., Guenet B., Bartsch S., Gauquelin T., Fernandez C. 2018. Seasonal variations of *Quercus pubescens* isoprene emissions from an in natura forest under drought stress and sensitivity to future climate change in the Mediterranean area. *Biogeosciences* 15: 4711–4730. <https://doi.org/10.5194/bg-15-4711-2018>
- Genard-Zielinski A.-C., Ormeño E., Boissard C., Fernandez C. 2014. Isoprene Emissions from Downy Oak under Water Limitation during an Entire Growing Season: What Cost for Growth? *PLoS One*, 9(11): e112418. <https://doi.org/doi:10.1371/journal.pone.0112418>
- Ghanbary E., Tabari Kouchaksaraei M., Zarafshar M., Bader K.-F.M., Mirabolfathy M., Ziaei M. 2020. Differential physiological and biochemical responses of *Quercus infectoria* and *Q. libani* to drought and charcoal disease. *Physiologia Plantarum*, 168(4): 876–892. <https://doi.org/10.1111/ppl.13027>

- Ghosh D., Xu J. 2014. Abiotic stress responses in plant roots: a proteomics perspective. *Frontiers in Plant Science*, 5: 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00006>
- Grantham H.S., Duncan A., Evans T.D., Jones K.R., Beyer H.L., Schuster R., Walston J., Ray J.C., Robinson J.G., Callow M., Clements T., Costa H.M., DeGemma A., Elsen P.R., Ervin J., Franco P., Goldman E., Goetz S., Hansen A., Hofsvang E., Jantz P., Jupiter S., Kang A., Langhammer P., Laurance W.F., Lieberman S., Linkie M., Malhi Y., Maxwell S., Mendez M., Mittermeier R., Murray N.J., Possingham H., Radachowsky J., Saatchi S., Samper C., Silverman J., Shapiro A., Strassburg B., Stevens T., Stokes E., Taylor R., Tear T., Tizard R., Venter O., Visconti P., Wang S., Watson J.E.M. 2020. Anthropogenic modification of forests means only 40% of remaining forests have high ecosystem integrity. *Nature Communications*, 11(1): 5978. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19493-3>
- Guerrero-Sanchez V.M., Maldonado-Alconada A.M., Amil-Ruiz F., Jorrin-Novo J.V. 2017. Holm Oak (*Quercus ilex*) transcriptome. *De novo* sequencing and assembly analysis. *Frontiers in Molecular Biosciences*, 4: 70. <https://doi.org/10.3389/fmolb.2017.00070>
- Guerrero-Sanchez V.M., Maldonado-Alconada A.M., Amil-Ruiz F., Verardi A., Jorrin-Novo J.V., Rey M.D. 2019. Ion Torrent and Illumina, two complementary RNA-seq platforms for constructing the holm oak (*Quercus ilex*) transcriptome. *PLoS One*, 14(1): e0210356. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210356>
- Harfouche A., Meilan R., Altman A. 2014. Molecular and physiological responses to abiotic stress in forest trees and their relevance to tree improvement. *Tree Physiology*, 34(11): 1181–1198. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu012>
- Harmer R. 1990. Relation of shoot growth phases in seedling oak to development of the tap root, lateral roots and fine root tips. *New Phytologist*, 115: 23–27. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00917.x>
- Herrera C.M., Jordano P., Guitián J., Traveset A. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist*, 152: 576–594. <https://doi.org/10.2307/2463358>
- Hubert F., Grimm G.W., Jousset E., Berry V., Franc A., Kremer A. 2014. Multiple nuclear genes stabilize the phylogenetic backbone of the genus *Quercus*. *Systematics and Biodiversity*, 12(4): 405–423. <https://doi.org/10.1080/14772000.2014.941037>
- Ivchenko I.S. 1987. *Genus Quercus*. In: *Определитель высших растений Украины*. Київ: Naukova Dumka, pp. 60–61. [Ивченко И.С. 1987. Род дуб — *Quercus*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Киев: Наукова думка, с. 60–61].
- Jafarnia S., Akbarinia M., Hosseinpour B., Sanavi S.A.M.M., Salami S.A. 2018. Effect of drought stress on some growth, morphological, physiological, and biochemical parameters of two different populations of *Quercus brantii*. *iForest — Biogeosciences and Forestry*, 11: 212–220. <https://doi.org/10.3832/ifer2496-010>
- Jorge I., Navarro R.M., Lenz C., Ariza D., Jorrin J. 2006. Variation in the holm oak leaf proteome at different plant developmental stages, between provenances and in response to drought stress. *Proteomics*, 6: 207–214. <https://doi.org/10.1002/pmic.200500364>
- Khodwekar S., Gailing O. 2017. Evidence for environment-dependent introgression of adaptive genes between two red oak species with different drought adaptations. *American Journal of Botany*, 104(7): 1088–1098. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700060>
- Kitin P., Funada R. 2016. Earlywood vessels in ring-porous trees become functional for water transport after bud burst and before the maturation of the current-year leaves. *IAWA Journal*, 37(2): 315–331. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160136>
- Koenig W.D., Kelly D., Sork V.L., Duncan R.P., Elkinton J.S., Peltonen M. S., Westfall R.D. 2003. Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior. *Oikos*, 102: 581–591. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12272.x>
- Kosakivska I.V., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M. 2022a. Effect of priming with gibberellic acid on acorn germination and growth of plants of *Quercus robur* and *Q. rubra* (Fagaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 79(4): 253–266. [Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Васюк В.А., Щербатюк М.М. 2022а. Вплив праймування гіберелловою кислотою на проростання жолудів та ріст рослин *Quercus robur* і *Q. rubra* (Fagaceae). *Український ботанічний журнал*, 79(4): 253–266]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.04.254>
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V., Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M., Romanenko K.O. 2022b. Effects of exogenous bacterial quorum-sensing signal molecule/messenger N-hexanoyl-L-homoserine lactone (C-HSL) on acorn germination and plant growth of *Quercus robur* and *Q. rubra* (Fagaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 79(5): 329–338. [Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Романенко К.О. 2022б. Вплив екзогенної обробки водним розчином сигнальної молекули-медіатора бактеріального походження N-гексаноїл-L-гомосеринлактону (С6-ГГЛ) на проростання жолудів і ріст рослин *Quercus robur* і *Q. rubra* (Fagaceae) *Український ботанічний журнал*, 79(5): 329–338]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.05.329>
- Kotrade P., Sehr E.M., Wischnitzki E., Brüggemann W. 2019. Comparative transcriptomics-based selection of suitable reference genes for normalization of RT-qPCR experiments in drought-stressed leaves of three European *Quercus* species. *Tree Genetics & Genomes*, 15(3): 38. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1347-4>
- Kovalenko I.M. 2018. *Lisova ekologiya z osnovamy lisovidnolennya ta lisorozvedennya*. Sumy: Vydavnytstvo Universytetska knyga, 240 pp. [Коваленко І.М. 2018. *Лісова екологія з основами лісовідновлення та лісорозведення*. Суми: ПФ Видавництво "Університетська книга", 240 с.].
- Kuster T.M., Bleuler P., Arend M., Günthardt-Goerg M.S., Schulin R. 2011. Soil water, temperature regime and growth of young oak stands grown in lysimeters subjected to drought stress and air warming. *Bulletin der Bodenkundlichen Gesellschaft der Schweiz*, 32: 7–12.

- Le Provost G., Lesur I., Lalanne C., Da Silva C., Labadie K., Aury J.M., Leple J.C., Plomion C. 2016. Implication of the suberin pathway in adaptation to waterlogging and hypertrophied lenticels formation in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Tree Physiology*, 36: 1330–1342. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw056>
- Lebourgeois F., Cousseau G., Ducos Y. 2004. Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé ("Futaie des Clos", Sarthe, France). *Annals of Forest Science, Springer Nature*, (since 2011)/EDP Science (until 2010), 61: 361–372. <https://doi.org/10.1051/forest:2004029>
- Lebourgeois F.F., Delpierre N., Dufrière E., Cecchini S., Macé S., Croisé L., Nicolas M. 2018. Assessing the roles of temperature, carbon inputs and airborne pollen as drivers of fructification in European temperate deciduous forests. *European Journal of Forest Research, Springer Verlag*, 137: 249–365. <https://doi.org/10.1007/s10342-018-1108-1>
- Lind-Riehl J.F., Gailing O. 2017. Adaptive variation and introgression of a CONSTANS-like gene in North American red oaks. *Forests*, 8(1): 3. <https://doi.org/10.3390/f8010003>
- Leyser O. 2009. The control of shoot branching: an example of plant information processing. *Plant, Cell and Environment*, 32: 694–703. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01930.x>
- Lonachevskiy O.O., Hryn F.O. 1952. *Quercus*. In: *Flora URSS*. Vol. 4. Ed. M.I. Kotov. Kyiv: Vydavnytstvo AN URSS, pp. 123–138. [Лоначевський О.О., Гринь Ф.О. 1952. Рід дуб — *Quercus*. В кн.: *Флора УРСР*. Т. 4. Ред. М.І. Котов. Київ: Видавництво АН УРСР, с. 123–138].
- Long T.J., Jones R.H. 1996. Seedling growth strategies and seed size effects in fourteen oak species native to different soil moisture habitats. *Trees*, 1(11): 1–8. <https://doi.org/10.1007/s004680050051>
- López-Hidalgo C., Guerrero-Sánchez V.M., Gómez-Gálvez I., Sánchez-Lucas R., Castillejo-Sánchez M.A., Maldonado-Alconada A.M., Valledor L., Jorrín-Novo J.V. 2018. A Multi-Omics Analysis Pipeline for the Metabolic Pathway Reconstruction in the Orphan Species *Quercus ilex*. *Frontiers in Plant Science*, 9: 935. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00935>
- Madritsch S., Wischnitzki E., Kotrade P., Ashoub A., Burg A., Fluch S., Brüggemann W., Sehr E.M. 2019. Elucidating drought stress tolerance in European oaks through cross-species transcriptomics. *G3: Genes, Genomes, Genetics (Bethesda)*, 9(10): 3181–3199. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400456>
- Manos P.S., Doyle J.J., Nixon K.C. 1999. Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(3): 333–349. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0614>
- Mead A., Peñalosa Ramirez J., Bartlett M.K., Wright J.W., Sack L., Sork V.L. 2019. Seedling response to water stress in valley oak (*Quercus lobata*) is shaped by different gene networks across populations. *Molecular Ecology*, 28(24): 5248–5264. <https://doi.org/10.1111/mec.15289>
- Mérian P., Bontemps J. D., Bergès L., Lebourgeois F. 2011. Spatial variation and temporal instability in climate-growth relationships of sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) under temperate conditions. *Plant Ecology*, 212: 1855–1871. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9959-2>
- Michelot A., Bréda N., Damesin C., Dufrière E. 2012. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 265: 161–171. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.024>
- Mijnsbrugge K.V., Turcsán A., Maes J., Duchêne N., Meeus S., Steppe K., Steenackers M. 2016. Repeated summer drought and re-watering during the first growing year of oak (*Quercus petraea*) delay autumn senescence and bud burst in the following spring. *Frontiers in Plant Science*, 7: 419. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00419>
- Mrak T., Štraus I., Grebenc T., Gričar J., Hoshika Y., Carriero G., Paoletti E., Kraigher H. 2019. Different belowground responses to elevated ozone and soil water deficit in three European oak species (*Quercus ilex*, *Q. pubescens* and *Q. robur*). *The Science of the Total Environment*, 651(Pt 1): 1310–1320. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.246>
- Mu Z., Llusà J., Liu D., Ogaya R., Asensio D., Zhang C., Peñuelas J. 2018. Seasonal and diurnal variations of plant isoprenoid emissions from two dominant species in Mediterranean shrubland and forest submitted to experimental drought. *Atmospheric Environment*, 191: 105–115. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2018.08.010>
- Müller D., Leyser O. 2011. Auxin, cytokinin and the control of shoot branching. *Annals of Botany*, 107(7): 1203–1212. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr069>
- Musiyenko S.I. 2018. *Lisovidnovlennyya ta lisorozvedennyya*. Kharkiv: KhNUMH im. O.M. Beketova, 131 pp. [Мусієнко С.І. 2018. *Лісовідновлення та лісорозведення*. Харків: ХНУМГ ім. О.М. Бекетова, 131 с.].
- Nagamitsu T., Shimizu H., Aizawa M., Nakanishi A. 2019. An admixture of *Quercus dentata* in the coastal ecotype of *Q. mongolica* var. *crispula* in northern Hokkaido and genetic and environmental effects on their traits. *Journal of Plant Research*, 132(2): 211–222. <https://doi.org/10.1007/s10265-018-01079-2>
- Nicolescu V.N., Vor T., Mason W.L., Bastien J.-C., Brus R., Henin J.-M., Kupka I., Lavnyy V., La Porta N., Mohren F., Petkova K., Rédei K., Štefančík I., Wasik R., Perić S., Hernea C. 2020. Ecology and management of northern red oak (*Quercus rubra* L. syn. *Q. borealis* F. Michx.) in Europe: a review. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 93(4): 481–494. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpy032>
- Nixon K.C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science*, 50 (Supplement): 25–34. <https://doi.org/10.1051/forest:19930701>

- Nogués I., Llusà J., Ogaya R., Munné-Bosch S., Sardans J., Peñuelas J., Loreto F. 2014. Physiological and antioxidant responses of *Quercus ilex* to drought in two different seasons. *Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 148(2): 268–278. <https://doi.org/10.1080/11263504.2013.768557>
- Nussbaumer A., Gessler A., Benham S., de Cinti B., Etzold S., Ingerslev M., Jacob F., Lebourgeois F., Levanic T., Marjanović H., Nicolas M., Ostrogović Sever M.Z., Priwitzer T., Rautio P., Roskams P., Sanders T.G.M., Schmitt M., Šrámek V., Thimonier A., Ukonmaanaho L., Verstraeten A., Vesterdal L., Wagner M., Waldner P., Rigling A. 2021. Contrasting Resource Dynamics in Mast Years for European Beech and Oak — A Continental Scale Analysis. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 689836. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.689836>
- Nussbaumer A., Waldner P., Etzold S., Gessler A., Benham S., Thomsen I.M., Jorgensen B.B., Timmermann V., Verstraeten A., Sioen G., Rautio P., Ukonmaanaho L., Skudnik M., Apuhtin V., Braun S., Wauer A. 2016. Patterns of mast fruiting of common beech, sessile and common oak, Norway spruce and Scots pine in Central and Northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 363: 237–251. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.12.033>
- Ogaya R., Penúels J. 2007. Species-specific drought effects on flower and fruit production in a Mediterranean holm oak forest. *Forestry*, 80(3): 351–357. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpm009>
- Pang X., Liu H., Wu S., Yuan Y., Li H., Dong J., Liu Z., An C., Su Z., Li B. 2019. Species identification of oaks (*Quercus* L., Fagaceae) from gene to genome. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(23): 5940. <https://doi.org/10.3390/ijms20235940>
- Peguero-Pina J.J., Mendoza-Herrer O., Gil-Pelegrín E., Sancho-Knapik D. 2018. Cavitation limits the recovery of gas exchange after severe drought stress in Holm Oak (*Quercus ilex* L.). *Forest*, 9(8): 443. <https://doi.org/10.3390/f9080443>
- Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Morales F., Flexas J., Gil-Pelegrín E. 2009. Differential photosynthetic performance and photoprotection mechanisms of three Mediterranean evergreen oaks under severe drought stress. *Functional Plant Biology: FPB*, 36(5): 453–462. <https://doi.org/10.1071/FP08297>
- Peñuelas J., Filella I., Comas P. 2002. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology*, 8: 531–544. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00489.x>
- Piovesan G., Adams J.M. 2001. Mastling behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation. *Canadian Journal of Botany*, 79: 1039–1047. <https://doi.org/10.1139/cjb-79-9-1039>
- Plomion C., Aury J.M., Amselem J., Alaeitabar T., Barbe V., Belsler C., Bergès H., Bodénès C., Boudet N., Boury C., Canaguier A., Couloux A., Da Silva C., Duplessis S., Ehrenmann F., Estrada-Mairey B., Fouteau S., Francillon N., Gaspin C., Guichard C., Klopp C., Labadie K., Lalanne C., Le Clainche I., Leplé J.C., Le Provost G., Leroy T., Lesur I., Martin F., Mercier J., Michotey C., Murat F., Salin F., Steinbach D., Faivre-Rampant P., Wincker P., Salse J., Quesneville H., Kremer A. 2016. Decoding the oak genome: public release of sequence data, assembly, annotation and publication strategies. *Molecular Ecology Resource*, 16 (1): 254–265. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12425>
- Plomion C., Aury J.M., Amselem J., Leroy T., Murat F., Duplessis S., Faye S., Francillon N., Labadie K., Le Provost G., Lesur I., Bartholomé J., Faivre-Rampant P., Kohler A., Leplé J.C., Chantret N., Chen J., Diévarat A., Alaeitabar T., Barbe V., Belsler C., Bergès H., Bodénès C., Bogeat-Triboulot M.B., Bouffaud M.L., Brachi B., Chancerel E., Cohen D., Couloux A., Da Silva C., Dossat C., Ehrenmann F., Gaspin C., Grima-Pettenati J., Guichoux E., Hecker A., Herrmann S., Huguency P., Hummel I., Klopp C., Lalanne C., Lascoux M., Lasserre E., Lemainque A., Desprez-Loustau M.L., Luyten I., Madoui M.A., Manganot S., Marchal C., Maumus F., Mercier J., Michotey C., Panaud O., Picault N., Rouhier N., Rué O., Rustenholz C., Salin F., Soler M., Tarkka M., Velt A., Zanne A.E., Martin F., Wincker P., Quesneville H., Kremer A., Salse J. 2018. Oak genome reveals facets of long lifespan. *Nature Plants*, 4(7): 440–452. <https://doi.org/10.1038/s41477-018-0172-3>
- Plugatar Yu.V., Kovalov M.S., Plugatar S.O. 2013. Dubovi lisy hirsokoho Krymu: poshyrennya, typolohichna struktura, produktyvnist. *Naukovi pratsi Lisivnychoi akademii nauk Ukrainy*, 11: 1–13. [Плугатар Ю.В., Ковальов М.С., Плугатар С.О. 2013. Дубові ліси гірського Криму: поширення, типологічна структура, продуктивність. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 11: 1–13].
- Prewein C., Endemann, M., Reinöh V., Salaj J., Sunderlikova V., Wilhelm E. 2005. Physiological and morphological characteristics during development of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) zygotic embryos. *Trees*, 20: 53–60 (2006). <https://doi.org/10.1007/s00468-005-0012-8>
- Prewein C., Vagner M., Wilhelm E. 2004. Changes in water status and proline and abscisic acid concentrations in developing somatic embryos of pedunculate oak (*Quercus robur*) during maturation and germination. *Tree Physiology*, 24(11): 1251–1257. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.11.1251>
- Reich P., Teskey R., Johnson P., Hinckley T. 1980. Periodic root and shoot growth in oak. *Forest Science*, 26(4): 590–598.
- Rellstab C., Zoller S., Walthert L., Lesur I., Pluess A.R., Graf R., Bodénès C., Sperisen C., Kremer A., Gugerli F. 2016. Signatures of local adaptation in candidate genes of oaks (*Quercus* spp.) with respect to present and future climatic conditions. *Molecular Ecology*, 25(23): 5907–5924. <https://doi.org/10.1111/mec.13889>
- Rodríguez-Calcerrada J., Rodrigues A.M., Perdiguero P., António C., Atkin O.K., Li M., Collada C., Gil L. 2018. A molecular approach to drought-induced reduction in leaf CO₂ exchange in drought-resistant *Quercus ilex*. *Physiologia Plantarum*, 162(4): 394–408. <https://doi.org/10.1111/ppl.12649>
- Romero-Rodríguez M.C., Archidona-Yuste A., Abril N., Gil-Serrano A.M., Meijón M., Jorrín-Novo J.V. 2018. Germination and Early Seedling Development in *Quercus ilex* Recalcitrant and Non-dormant Seeds: Targeted Transcriptional, Hormonal, and Sugar Analysis. *Frontiers in Plant Science*, 9: 1508. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01508>

- San-Eufrasio B., Sánchez-Lucas R., López-Hidalgo C., Guerrero-Sanchez V.M., Castillejo M., Maldonado-Alconada A.M., Jorrín-Novo J.V., Rey M.-D. 2020. Responses and differences in tolerance to water shortage under climatic dryness conditions in seedlings from *Quercus* spp. and Andalusian *Q. ilex* populations. *Forests*, 11(6): 707. <https://doi.org/10.3390/f11060707>
- Sánchez-Humanes B., Espelta J.M. 2011. Increased drought reduces acorn production in *Quercus ilex* coppices: thinning mitigates this effect but only in the short term. *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 84(1): 73–82. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq045>
- Sanz-Pérez V., Castro-Díez P., Joffre R. 2009. Seasonal carbon storage and growth in Mediterranean tree seedlings under different water conditions. *Tree Physiology*, 29: 1105–1116. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpp045>
- Scharnweber T., Manthey M., Wilmking M. 2013. Differential radial growth patterns between beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on periodically water logged soils. *Tree Physiology*, 33: 425–437. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt020>
- Sergeant K., Spiess N., Renaut J., Wilhelm E., Hausman J.F. 2011. One dry summer: a leaf proteome study on the response of oak to drought exposure. *Journal of Proteomics*, 74(8): 1385–1395. <https://doi.org/10.1016/j.jpro.2011.03.011>
- Simova-Stoilova L.P., López-Hidalgo C., Sanchez-Lucas R., Valero-Galvan J., Romero-Rodríguez C., Jorrin-Novo J.V. 2018. Holm oak proteomic response to water limitation at seedling establishment stage reveals specific changes in different plant parts as well as interaction between roots and cotyledons. *Plant Science*, 276: 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.07.007>
- Sork V.L., Squire K., Gugger P.F., Steele S.E., Levy E.D., Eckert A.J. 2016. Landscape genomic analysis of candidate genes for climate adaptation in a California endemic oak, *Quercus lobata*. *American Journal of Botany*, 103(1): 33–46. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500162>
- Spieß N., Oufir M., Matušíková I., Stierschneider M., Kopecky D., Homolka A., Burg K., Fluch S., Hausman L.-F., Wilhelm E. 2012. Ecophysiological and transcriptomic responses of oak (*Quercus robur*) to long-term drought exposure and rewatering. *Environmental and Experimental Botany*, 77: 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.010>
- Su Y.-H., Liu Y.-B., Zhang, X.-S. 2011. Auxin-cytokinin interaction regulates meristem development. *Molecular Plant*, 4(4): 616–625. <https://doi.org/10.1093/mp/ssr007>
- Sunderlikova V., Wilhelm E. 2002. High accumulation of legumin and Lea-like mRNAs during maturation is associated with increased conversion frequency of somatic embryos from pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Protoplasma*, 220: 97–103. <https://doi.org/10.1007/s00709-002-0025-8>
- Suseela V., Tharayil N., Orr G., Hu D. 2020. Chemical plasticity in the fine root construct of *Quercus* spp. varies with root order and drought. *New Phytologist*, 228(6): 1835–1851. <https://doi.org/10.1111/nph.16841>
- Thomas F.M., Gausling T. 2000. Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought. *Annals of Forest Science*, 57: 325–333. <https://doi.org/10.1051/forest:2000123>
- Timbal J., Dreyer E. 1994. Water consumption and drought resistance. In: Timbal J., Kremer A., Le Goff N. and Nepveu G. (eds). *Le chêne rouge d'Amérique*. INRA editions: 85–90.
- Top S.M., Preston C.M., Dukes J.S., Tharayil N. 2017. Climate influences the content and chemical composition of foliar tannins in green and senesced tissues of *Quercus rubra*. *Frontiers in Plant Science*, 8: 423. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00423>
- Truffaut L., Chancerel E., Ducousso A., Dupouey J.L., Badeau V., Ehrenmann F., Kremer A. 2017. Fine-scale species distribution changes in a mixed oak stand over two successive generations. *New Phytologist*, 215: 126–139. <https://doi.org/10.1111/nph.14561>
- Tsakaldimi M., Tsitsoni T., Ganatsas P., Zagas T. 2009. A comparison of root architecture and shoot morphology between naturally regenerated and container-grown seedlings of *Quercus ilex*. *Plant Soil*, 324: 103–113. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9974-4>
- Turcsán A., Steppe K., Sárközi E., Erdélyi É., Missoorten M., Mees G., Mijnsbrugge K.V. 2016. Early summer drought stress during the first growing year stimulates extra shoot growth in oak seedlings (*Quercus petraea*). *Frontiers in Plant Science*, 7: 193. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00193>
- Valero-Galván J., González-Fernández R., Navarro-Cerrillo R., Gil-Pelegrin E., Jorrín-Novo J. 2013. Physiological and proteomic analyses of drought stress response in Holm oak provenances. *Journal of Proteome Research*, 12(11): 5110–5123. <https://doi.org/10.1021/pr400591n5110-5123>
- Vanstraelen M., Benková E. 2012. Hormonal interactions in the regulation of plant development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 28: 463–487. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-101011-155741>
- Vivin P., Aussenac G., Levy G. 1993. Differences in drought resistance among 3 deciduous oak species grown in large boxes. *Annals of Forest Science*, 50(3): 221–233. <https://doi.org/10.1051/forest:19930301>
- Wang W., Vinocur B., Altman A. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218: 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1105-5>
- Yamaguchi M., Sharp R.E. 2010. Complexity and coordination of root growth at low water potentials: recent advances from transcriptomic and proteomic analyses. *Plant, Cell & Environment*, 33: 590–603. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02064.x>

- Yavorska O.G., Mosyakin S.L. 2001. The alien fraction of the urban flora of the Kiev Region. *NaUKMA research papers. Biology and Ecology*, 19: 55–68. [Яворська О.Г., Мосякін С.Л. 2001. Адвентивна фракція синантропної флори Київської агломерації. *Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія*, 19: 55–68].
- Zwieniecki M.A., Secchi F. 2015. Threats to xylem hydraulic function of trees under 'new climate normal' conditions. *Plant, Cell & Environment*, 38(9): 1713–1724. <https://doi.org/10.1111/pce.12412>

Morphological, physiological, and molecular components of the adaptive response to drought in the genus *Quercus* (Fagaceae)

Iryna V. KOSAKIVSKA, Lesya V. VOYTENKO, Valentyna A. VASYUK, Mykola M. SHCHERBATIUK
M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
Kyiv, Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. The genus *Quercus* consisting of approximately 500 species is one of the dominant genera of woody plants in the Northern Hemisphere. The survival and distribution of *Quercus* species are profoundly influenced by extreme environmental conditions, including drought. To withstand drought stress, plants employ various adaptive strategies encompassing morphological, physiological, and molecular adaptive changes. This review aims to analyze and summarize the latest research on the adaptation of *Quercus* species to drought conditions, with a special focus on the species growing in Ukraine. The review explores the effects of drought on growth, productivity, physiological processes, biochemical responses, and molecular characteristics within the genus *Quercus*. Special attention is given to the impact of drought on photosynthetic activity, antioxidant system, synthesis of secondary metabolites, and accumulation of endogenous phytohormones. Furthermore, the review discusses recent findings from molecular genetic studies, specifically those concerning the genome, transcriptome, proteome, and metabolome. Emphasis is placed on the scientific and economic significance of understanding the fundamental processes underlying drought resistance, as it contributes to the selection and development of phenotypes capable of withstanding drought conditions.

Keywords: drought resistance, genome, germination, growth, metabolism, proteome, *Quercus*, transcriptome



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.267>

REVIEW ARTICLE

Біогенні леткі органічні речовини лісів та їхній вплив на клімат

Людмила М. БАЦМАНОВА ^{1*} , Наталія Ю. ТАРАН ¹ , Оксана І. КОСИК ¹ , Наталія В. ЗАЙМЕНКО ² 

¹ ННЦ "Інститут біології та медицини" Київського національного університету імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська 64, Київ 03680, Україна

² Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка, вул. Тимірязєвська 1, Київ 01014, Україна

* Автор для листування: l.batsmanova@gmail.com

Реферат. У статті проаналізовано та узагальнено наукові джерела щодо біогенних летких органічних речовин (БЛОР) лісів, їхнього впливу на атмосферні процеси та клімат. З'ясовано, що упродовж останніх десятиліть увагу науковців привертало дослідження біогенних летких органічних речовин лісів щодо механізмів їхнього синтезу та викидів, хімічного складу, впливу біотичних та абіотичних чинників. Відмічено, що в процесі життєдіяльності вищі рослини виділяють у повітря леткі органічні речовини, які впливають на хімічний склад і фізичний стан атмосфери, на адаптацію лісів до екологічного стресу, пов'язаного зі зміною клімату. БЛОР відіграють ключову роль у формуванні, а також гасінні озону, внаслідок чого утворюються продукти окислення — вторинні органічні аерозолі, які розсіюють сонячне світло і впливають на формування хмар а, зрештою, і на клімат. Показано необхідність урахування функціональної динаміки БЛОР на рівні екосистеми: від взаємодій різних видів екосистеми до деградації атмосферних сполук та потенційних функцій їхніх продуктів реакції.

Ключові слова: біогенні леткі органічні речовини рослин, вторинні органічні аерозолі, екологічний стрес, екосистема, зміна клімату, ліпофільні речовини, ліси, озон, терпеноїди

Деревні рослини є основним джерелом біогенних летких органічних речовин (БЛОР) у лісових екосистемах. Викиди БЛОР лісів впливають на хімічний склад і фізичний стан атмосфери, оскільки складаються з реакційноздатних газів та інших компонентів (Atkinson, 2000). Обмін (викид і осадження) БЛОР сприяє утворенню аерозолів, частинки яких діють як ядра конденсації для молекул води, що може призводити до збільшення кількості хмарних крапель над лісом від 30 до 50%, а також впливає на висоту їхнього утворення. З одного боку, це може змінити альbedo (відбивну здатність) хмар і посилити

їхній охолоджуючий ефект. З іншого, самі по собі органічні аерозольні частинки підсилюють розсіювання сонячного випромінювання, що може, навпаки, підвищити середню температуру лісу на 1,0–1,5 °С. Ці процеси недостатньо вивчені з огляду на велику кількість різних видів БЛОР і факторів навколишнього середовища, які впливають на цей обмін.

Ліси є одними із найбільших екосистем за екологічною ємкістю, біорізноманіттям, тривалістю розвитку, депонуванням вуглецю, масштабами біосферних функцій. На локальному рівні ліси є важливим стабілізаційним елементом

ARTICLE HISTORY. Submitted 21 February 2023. Revised 13 May 2023. Published 06 July 2023

CITATION. Batsmanova L.M., Taran N.Yu., Kosyk O.I., Zaimenko N.V. 2023. Biogenic volatile organic substances of forests and their influence on climate. *Ukrainian Botanical Journal*, 80(3): 267–282. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.267>

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

ландшафту, що запобігає деградації його компонентів: біоценозу, води, ґрунтів. Лісова та чагарникова рослинність займає до однієї третини площі суходолу Землі та є одним з основних компонентів глобального кругообігу вуглецю, забезпечуючи його значне (~ 45%) зберігання й депонування (Bonan, 2008). Бореальні хвойні ліси (тайга) утворюють найбільший суцільно або майже суцільно протяжний наземний біом, охоплюючи приблизно одну третину (15×108 га або 33%) загальної площі лісів у світі (Taggart, Cross, 2009). Майже половину атмосферного CO_2 поглинають ліси. Старовікові дерева здебільшого накопичують більше вуглецю, ніж молоді (Stephenson et al., 2014). У Європі внаслідок довгострокового ведення лісового господарства зменшилося накопичення вуглецю не лише в живій біомасі, а й у підстилці та ґрунті (Naudts et al., 2016). У глобальному масштабі через вирубку старих лісових та заліснених територій внаслідок розвитку сільського господарства та урбанізації, суттєво зменшилося поглинання вуглецю, що посприяло накопиченню його в атмосфері, переважно у формі CO_2 (Unger, 2014). На додаток до фіксації та депонування CO_2 , ліси впливають на глобальний клімат, підвищуючи атмосферну вологість за рахунок евапотранспірації (Bonan, 2008) і викидів біогенних летких органічних речовин (Kesselmeier, Staudt, 1999). Під останніми розуміють органічні атмосферні гази біогенного походження. У науковій літературі використовують скорочення БЛОР (BVOCs), або біогенні ЛОР (biogenic VOC), що виділяються рослинами (plant VOC). Для позначення останніх, також доречно вживати термін леткі фітоорганічні речовини (ЛФОР) (Litvinova, 1982). Біогенні леткі органічні речовини (BVOCs) охоплюють VOCs, що виділяються рослинами, тваринами або мікроорганізмами, і хоча надзвичайно різноманітні за складом, найчастіше є терпеноїдами, спиртами та карбонілами (метан і оксид вуглецю, як правило, не розглядаються). Без урахування викидів метану, біологічні джерела викидають приблизно 760 тераграмів вуглецю на рік у формі ЛОР (Sindelarova et al., 2014). Більшість БЛОР виробляється рослинами, головною сполукою є ізопрен. Невеликі кількості БЛОР виробляються тваринами та мікроорганізмами (Terra et al., 2014). Багато БЛОР вважаються вторинними метаболітами, які, наприклад, допомагають організмам у захисті від травоядних тварин.

Виявити та дослідити леткі речовини можна через бездротову електронну мережу наносенсорів та інфрачервоних передавачів, вбудованих у рослини (Kwak et al., 2017). Підраховано, що наземні рослини повторно викидають в атмосферу приблизно 1–2% чистої первинної продукції у вигляді ізопрену та монотерпенів (МТ) (Harrison et al., 2013). У деяких видів дерев частка вуглецю, що повторно виділяється у вигляді БЛОР, може сягати 8–13% за оптимальних умов освітлення та температури (Kesselmeier et al., 2002). Втрата вуглецю внаслідок викидів БЛОР вища у молодих (7%), ніж у старших (1,6%) листків (Ghirardo et al., 2011). Однак на глобальному рівні оцінки викидів БЛОР все ще лишаються недостатньо невизначеними, а їхні оцінки значно відрізняються, а тому потребують подальших досліджень та аналізу з урахуванням впливу на глобальні кліматичні зміни.

Зазначається, що ізопрен становить приблизно половину загальної повної емісії БЛОР і становить 10^{15} г на рік, а решта — це інші реактивні терпени, альдегіди та метилпропаноїди. За оцінками, тропічні ліси забезпечують близько 70%, а бореальні та помірні сукупно — 10% загальних щорічних викидів БЛОР (Guenther et al., 2012). За даними інших дослідників (Messina et al., 2016), частка загальних щорічних викидів БЛОР з бореальних і помірноширотних лісів є значною, а це свідчить про те, що викиди монотерпену (МТ) і сесквітерпену (SQT) з північних регіонів недооцінені. Монотерпени та сесквітерпени є найбільш реактивними БЛОР, які виділяються домінуючими європейськими лісовими породами (Oderbolz et al., 2013). Ці сполуки легко реагують з атмосферними окиснювачами, такими як озон, радикали $-\text{OH}$ та $-\text{NO}_3$, що призводить до подальших реакцій, які утворюють низьколетючі пари (Friedman, Farmer, 2018) і вторинні органічні аерозолі (SOA) (Virtanen et al., 2010) в повітряній масі лісу. Біогенні вторинні органічні аерозолі здатні розсіювати надлишок сонячної радіації та брати участь у формуванні хмар (Ehn et al., 2014). Через зміни клімату, такі як потепління та посилення УФ-випромінювання, прогнозується, що викиди БЛОР від рослин зростуть, таким чином, порушуючи взаємодію між біосферою та атмосферою, і тим самим завдадуть шкоди основним екосистемам (Peñuelas, 2010).

Отже, для з'ясування ролі біогенних летких речовин рослин у функціонуванні екосистеми необхідно проводити міждисциплінарні дослідження, які усунуть прогалини між лісівництвом та іншими прикладними науками, фізіологією рослин, екологією, науками про здоров'я та природоохоронними заходами для розробки сучасних стратегій подолання наслідків глобальних змін клімату.

Хімічний склад та синтез БЛОР

БЛОР можна визначити як низькомолекулярні переважно ліпофільні речовини (Adebesin et al., 2017). БЛОР — це леткі продукти різних біохімічних шляхів (Maffei, 2010; Dudareva et al., 2013). З огляду на їхні фізичні властивості БЛОР можна класифікувати як низьколеткі, напівлеткі та високолеткі речовини (Finlayson-Pitts, 2017). Крім рослин, БЛОР можуть виділяти гриби, що утворюють мікоризу (Ditengou et al., 2015) та короїди (Martin et al., 2003; Gilg et al., 2005). БЛОР, що виділяються рослинами, належать до ізопреноїдів, утворених двома шляхами синтезу терпенів (мевалонатний шлях (MVA) в цитозолі та метилеритритолфосфатний (MEP) — у пластидах). Леткі речовини листків (GLV) — утворюються в оксиліпіновому шляху біосинтезу (LOX), ароматичні сполуки (бензеноїди та фенілпропаноїди) — в шикіматному (SHI) (Maffei, 2010; Dudareva et al., 2013). Крім того, глюкозинолати є невеликою, але екологічно важливою групою сірковмісних сполук рослин порядку Brassicales (Horskins et al., 2009). До складу інших високолетких сполук, які виділяються лісовими породами також входять ацетальдегід, ацетон, оцтова, мурашина кислоти, та спирти — етанол і метанол (Rantala et al., 2015).

Ізопреноїди або терпеноїди складаються з п'яти вуглецевих (C5) ізопренових одиниць (терпенів) або їхніх похідних (терпеноїдів) (Wilson et al., 2013). Терпени з низьким вмістом вуглецю, такі як ізопрен (C5) або монотерпен (C10), є леткими або напівлеткими, тоді як сполуки з більшою кількістю атомів вуглецю, наприклад сесквітерпен (C15), мають напів- або низьку летючість (Mofikoza et al., 2019).

Ізопрен або монотерпен переважають у видах БЛОР багатьох видів рослин і є найважливішими леткими речовинами (Laothawornkitkul et al., 2009). Виділення ізопрену характерно для помірних і тропічних лісів, а

монотерпену — типові для хвойних лісів (Unger, 2014). Метилбутенол (2-метил-3-бутен-2-ол) — це п'ятиатомний спирт (C5, з п'ятьма атомами карбону), він виділяється переважно молодими пагонами сосни, які, виділяють лише незначну кількість ізопрену (Aalto et al., 2014). Метилбутенол структурно та біосинтетично пов'язаний з ізопреном (Gray et al., 2003) та його дія подібна до ізопрену.

Ізопрен (2-метил-1,3-бутадиєн) — летка органічна сполука, яка виділяється низкою видів рослин і впливає на стан атмосфери (Carlton et al., 2009). Біосинтез ізопрену розглядається як важливий елемент адаптації рослин до перегріву листків, потоку фотонів високої щільності, і загалом, для підтримки метаболічного гомеостазу (Loreto, Schnitzler, 2010). Швидкість викидів ізопрену збільшується з підвищенням температури (Petron, 2001), але зменшується зі збільшенням концентрації CO₂ (Wilkinson et al., 2009).

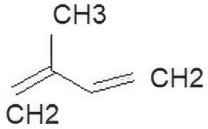
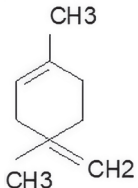
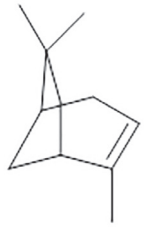
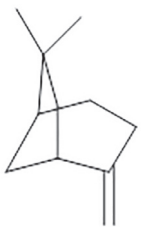
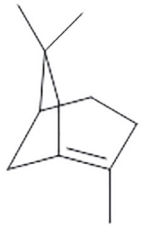
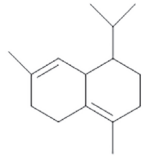
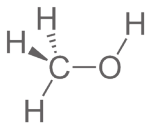
Основна функція біосинтезу ізопрену у рослинах залишається до кінця незрозумілою, проте рівень викидів позитивно співвідноситься з температурою та світлом, підтримуючи фотосинтез за умов стресу. Синтез ізопрену також обернено співвідноситься з концентрацією CO₂.

Леткі речовини листків (GLV) утворюють характерний запах пошкоджених зелених тканин рослин. За хімічним складом це С6-альдегіди, С6-спирти та їхні ацетати (Arimura et al., 2017), викид яких відбувається майже миттєво після пошкодження клітинних мембран рослин (Ameze et al., 2018).

Леткі ароматичні сполуки складаються з бензеноїдів та фенілпропаноїдів, що утворюються шикіматним шляхом, в результаті якого синтезуються ароматичні амінокислоти (Misztal et al., 2015; Arimura et al., 2017). Звичайні бензеноїди, бензол, ксилол і толуол викидаються в атмосферу з нафти та бензину, але ці ж самі сполуки виділяються з листків, кори та ксилеми дерев (Misztal et al., 2015; Tiiva et al., 2018). Інші поширені леткі бензеноїди, що виділяються з листків і квіток, — це метилсаліцилат (MeSA), метилшавікол, індол і р-цимен (Maffei, 2010; Misztal et al., 2015), а також типові леткі фенілпропени, наприклад евгенол, ізоевгенол, метилевгенол, ізометилевгенол, чавікол і метилчавікол.

Біосинтез БЛОР відбувається як у фотосинтетичних клітинах (Fini et al., 2017), так і в

Таблиця 1. Основні біогенні леткі органічні речовини лісових порід (Sindelarova et al., 2014)
 Table 1. The main biogenic volatile organic substances of forest species (Sindelarova et al., 2014)

Речовини	Структурна формула	Частка викидів	Маса викидів (Тг/рік)
Ізопрен		62,2%	594 ± 34
Терпени		10,9%	95 ± 3
Ізомери пінену			
α-пінен			
β-пінен		5,6%	48,7 ± 0,8
δ-пінен			
Сесквітерпени		2,4%	20 ± 1
Метанол		6,4%	130 ± 4

нефотосинтетичних спеціалізованих клітинах епідермісу, наприклад у пелюстках квіток (Adebisin et al., 2017), в залозистих трихомах (Tissier et al., 2017; Zager, Lange, 2018) або в епітеліальних клітинах смоляних проток хвойних дерев (ксилеми, камбію, флоєми або голок (Zulak, Bohlmann, 2010; Degenhardt et al., 2009).

Хімічний склад летких монотерпеноїдів залежить від генотипу, відрізняється у листяних *Betula pendula* Roth (Maja et al., 2014) та вічнозелених *Quercus suber* L. (Loreto et al., 2009), *P. sylvestris* (Bäck et al., 2012) та *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Joó et al., 2011). З основних летких речовин, що виділяються хвойними деревами, монотерпени є найбільш варіабельними (Iason et al., 2011). Наприклад, викиди БЛОП деревостану *P. sylvestris* складаються з монотерпенів пагонів (Bäck et al., 2012), деревини (Naranala et al., 2012) та підстилки (Kivimäenprää et al., 2018). Основними складовими викидів є α -пінен або Δ -3-карен з домінуванням до 80% будь-якої з цих речовин.

Вічнозелені види, такі як сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.), ялина звичайна або європейська (*Picea abies* (L.) H. Karst.), листяні бук (*Fagus sylvaticus* L.), береза (*Betula* spp.) є джерелами монотерпену і покривають 75% загальної площі лісів у Європі (Karl et al., 2009). Ялина звичайна (*Picea abies*) також виділяє ізопрен, хоча викиди монотерпену є домінуючими. Листопадні види *Quercus robur* L. і *Q. petraea* (Matt.) Liebl., які переважно виділяють ізопрен, становлять приблизно 5% лісової площі Європи. Іншими видами, які виділяють ізопрен в бореальному/альпійському та помірному поясі, є види родів *Populus* і *Salix*, проте види, які виділяють ізопрен, більш поширені в теплих кліматичних зонах (Sharkey et al., 2008). Усі органи рослин від квіток до коренів можуть виробляти та виділяти БЛОП (Rasmann et al., 2005; Schiestl, 2017), але листки та хвоя дерев є основними органами викидів БЛОП в атмосфері лісу (Karl et al., 2009). Гілки, молоді листки *Populus* sp., досягають максимальної ємності виділення ізопрену у віці 10–14 діб (Sharkey et al., 2008).

Хвойні дерева відомі своєю терпеноподібною живицею, яка складається з нелетких дитерпенів і летких моно- і сесквітерпенів (Sallas et al., 2003; Eller et al., 2013). Масляниста живиця хвойних порід зберігається в смоляних каналах хвої, а також у внутрішній корі (флоємі) і

деревині (ксилемі), з цих запасуючих структур частина БЛОП викидається через кору в атмосферу (Vanhatalo et al., 2015). Викиди монотерпену стовбура через кору іноді можуть досягати $50 \text{ ng m}^{-2} \text{ c}^{-1}$ навесні, хоча зазвичай вони залишаються нижче $10 \text{ ng m}^{-2} \text{ c}^{-1}$ у *P. sylvestris* (Vanhatalo et al., 2015). Ghimire et al. (2016) повідомили, що викиди монотерпену неущожденної (інтактної) кори *P. abies* становлять $3 \text{ ng m}^{-2} \text{ c}^{-1}$. Якщо порівняти з цим середні викиди монотерпену зрілої хвої $0,34 \text{ ng m}^{-2} \text{ c}^{-1}$ (Ruuskanen et al., 2005), то можна зробити висновок, що викиди кори складають значний внесок у БЛОП всього хвойного дерева.

Коріння рослин може бути важливим джерелом викидів БЛОП у лісових екосистемах, але їхнє вимірювання та кількісна оцінка є складними, оскільки кореневі системи не можуть бути відокремлені від мікробної мережі ґрунту мікоризних грибів та інших мікробів ризосфери, які також виділяють БЛОП (Pecuelas et al., 2014; Ditengou et al., 2015). Дослідження викидів ризосфери дерев показують, що такі види, як хвойні, можуть мати значні викиди терпену безпосередньо з ризосфери (Lin et al., 2007; Rasheed et al., 2017), а склад БЛОП відображає викиди від пагонів (Ghimire et al., 2013; Tiiva et al., 2019). Листяні дерева та трав'яні рослини також мають викиди БЛОП з ризосфери (Steeghs et al., 2004; Maja et al., 2015). За аналізом БЛОП коренів, можна встановити механізми багатьох процесів, які відбуваються в ґрунті, і на даний момент невідомі.

Вплив абіотичних та біотичних факторів на виділення БЛОП

На фізіологію рослин і викиди БЛОП впливають абіотичні фактори середовища, зміна яких діє на фізіологію рослиноїдних тварин, їхню активність, харчову поведінку (Robinson et al., 2012; Faelt-Nardmann et al., 2018) та здатність викликати біотичний стрес у рослин (Holopainen, Gershenson, 2010). На викиди впливає безліч факторів, таких, як температура, яка визначає швидкість випаровування та ріст, сонячне світло, від якого залежить швидкість біосинтезу (Pecuelas, Staudt, 2010). Потепління найчастіше призводить до збільшення викидів монотерпену та сесквітерпену рослинами, тоді як сильна посуха і підвищений рівень CO_2 призводять до зменшення викидів БЛОП (Holopainen et al.,

2017). Температура також впливає на випаровування та дифузію БЛОР із смоляних каналів, залоз і секреторних клітин (Yassa et al., 2012).

БЛОР розподіляються між газовою та рідинною фазами в рослинах відповідно до константи закону Генрі (кН), яка зазвичай дуже висока (наприклад, 7500 Па м³ моль при температурі 25 °С для ізопрену) (Niinemets et al., 2004). Рівновага між газовою і водною фазами визначається температурою, тому очікується, що більше БЛОР потрапляє в газову фазу і виділяється при підвищенні температури. Однак, вплив температури на викиди БЛОР модулюється опором дифузії між місцем синтезу у листку та атмосферою. БЛОР, які зберігаються в спеціалізованих структурах (протоках або залозах) досягають високих концентрацій, мають важливі екологічні функції, як антибактеріальні та антимікотичні речовини, проте можуть бути аутокотоксичними для клітин рослин (Pasqua et al., 2002). Температура впливає на випаровування і виділення мінімальної частини пулів БЛОР, які просочуються через непроникні клітинні оболонки. Рослини з великими запасами БЛОР характеризуються помірними викидами, якщо пули не відкриті, наприклад трав'яні тваринами (Litvak, Monson, 1998), сильним вітром або лісовими пожежами (Alessio et al., 2004). З одного боку, висока вологість може призводити до набряку та розриву структур, що містить запаси БЛОР. З іншого боку, в рослинах, які не зберігають БЛОР у спеціалізованих структурах, накопичуються невеликі тимчасові запаси в мезофілі листка, які вільно дифундують за градієнтом концентрацій. Єдине обмеження для цієї дифузії визначається продиговою провідністю.

З'ясовано, що викиди терпеноїдів позитивно корелюють з температурою листків в діапазоні 20–40 °С (Huang et al., 2018). Викиди зменшуються при температурах нижче 10–20 °С (Mutanda et al., 2016) або вище 40–45 °С (Loreto, Schnitzler, 2010).

За температури листків нижче за поріг росту, кількість викидів ізопрену зменшувалася до невизначеного рівня. Після підвищення температури викиди відновлювалися до 30%–75% початкового рівня (Mutanda et al., 2016), проте викиди монотерпенів були нижчими, ніж початковий рівень після зниження температури з 42 до 30 °С (Jardine et al., 2017). Окремі монотерпени по-різному реагують на температуру.

Наприклад, викиди β-оцимену показали лінійне збільшення на +4,4% °С⁻¹, тоді як α-пінен з листків *Musa* sp. має протилежну відповідь –0,8% °С⁻¹ (Jardine et al., 2017).

Виділення сесквітерпенів також залежать від температури. Незначна їхня кількість виділяється за нормальної температури, але їхні викиди значно збільшуються (у 2–12 разів) за високих температур листків (>30 °С) (Geron, Arnsts, 2010). Підвищення температури на 10 °С може призвести до збільшення викидів β-каріофілену в 5,6 рази (Hansen, Seufert, 1999).

Деякі сполуки виділяються лише за температури 35 °С, яка тримається впродовж 4 місяців, такі як α-терпінен і лімонен з *Pinus densiflora* Siebold & Zucc., у той самий час як виділення β-пінену з *Chamaecyparis obtusa* (Siebold & Zucc.) Endl. пригнічується (Bao et al., 2008).

Більш високі температури підвищують активність ферментів, транскрипцію протеїнів та швидкість синтезу терпеноїдів (Velikova, 2005). Температури, які виходять за межі оптимального діапазону ферментів, спричиняють денатурацію ферментів, що призводить до зменшення викидів терпеноїдів (Potosnak et al., 2014).

За теплового стресу пригнічується викид легких терпенів, проте виділення інших БЛОР (метанолу та сполук С6) збільшується (Loreto et al., 2006). Виділення сполук С6 зберігається протягом усього періоду теплового стресу і може відбуватися тривалий час після повернення температури до фізіологічного рівня. Значні потоки метилбутенолу, етанолу та ацетальдегіду характерні для хвойних дерев Північної Америки за дії високої температури. Викиди метанолу та ацетону спостерігалися з сільськогосподарських ґрунтів після спеки (Schade, Custer, 2004). Таким чином, температура впливає на викиди метилсаліцилату (MeSA), сигнальної молекули, індукція якої є відповіддю на біотичні стреси (Dicke et al., 1999).

Фотосинтетично активна радіація (ФАР) є важливим екологічним фактором, який впливає на викиди терпеноїдів. Ізопрен виділяється миттєво після синтезу та його викиди тісно пов'язані з рівнем ФАР (Guenther et al., 2012). Швидкість викиду терпеноїдів позитивно корелює з ФАР. Виділення ізопрену з рослин *Nandina domestica* Thunb. збільшується на 49,6% за умов збільшення ФАР з 500 до 1000 мкмоль м⁻² с⁻¹ при 30 °С (Lin et al., 2019). Як правило, пік

викидів ізопрену досягається при ФАР 1500–2000 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$.

Залежність викидів монотерпенів від рівня ФАР визначається як видовим складом рослин, так і класом сполук. Широколистяні дерева *Quercus ilex* L. і *Fagus sylvatica* L. та хвойні дерева *Pinus sylvestris*, *Pinus tabulaeformis* Carrière (з підвидами) і *Picea abies* L. мають як запаси, так і *de novo* синтезовані монотерпени, що залежить від їхньої фізіології, зокрема провідності продохів, механізмів синтезу, розмірів пулу (Ghirardo et al., 2010). Викиди монотерпенів *Betula pendula* та *Quercus robur* на 98–100% залежать від світла (Ghirardo et al., 2010).

Різні класи сполук неоднаково реагують на зміни ФАР (Lin et al., 2019). Наприклад, викиди сабінена з *Fagus sylvatica* не відбуваються у темряві, але швидкість їхнього виділення становила 66%–76% загальних викидів монотерпенів при світлі. Інші монотерпени були менш світлозалежні; зокрема лімонен був основним терпеноїдом, що виділяється в темряві, а швидкість його виділення залишалася досить стабільною від 0 до 1500 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$ (Van Meeningen et al., 2017).

Викиди камфену з *Picea abies* значно пригнічувалися зі збільшенням ФАР від 0 до 500 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$ і не показали чіткої залежності від світла після 500 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$. Навпаки, викиди 3-карену можуть постійно зростати зі збільшенням ФАР від 0 до 1500 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$ через відмінності в швидкості синтезу, розмірі та розташуванні пулу зберігання (Van Meeningen et al., 2017). З підвищенням рівня ФАР прискорюється швидкість фотосинтезу, що призводить до достатнього джерела вуглецю, необхідного для синтезу ізопрену. Покращення продохової провідності та зростання швидкості транспірації сприяють збільшенню викиду ізопрену (Van Meeningen et al., 2016). Синтез ізопрену відбувається за присутності адензинфосфату (АТФ) і нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату (НАДФН), синтез яких залежить від фотосинтезу, транспорту електронів у хлоропластах (Goh et al., 2012). Інтенсивне освітлення зумовлює надлишок АТФ і НАДФН через надмірну генерацію електронів у фотохімічних реакціях, внаслідок чого утворюється надмірна кількість диметилаллил-пирофосфату (DMAPP), що призводить до метаболічного перевантаження пулу DMAPP і пригнічення синтезу, зокрема ізопрену (Sanadze, 2017).

Абіотичні стреси впливають на первинний і вторинний метаболізм різними способами. Стреси зазвичай пригнічують фотосинтез, зменшуючи поглинання та дифузію CO_2 до місця синтезу вуглеводів шляхом зміни фотохімічних, або біохімічних реакцій фотосинтетичного циклу (Flexas et al., 2004). Вплив стресів на вторинний метаболізм, який виробляє БЛОР, є більш суперечливим, оскільки деякі шляхи синтезу індукуються саме стресами. У випадку летких терпенів роз'єднання фотосинтезу і викиду БЛОР є несподіваним, оскільки біосинтез терпену потребує великої кількості фотосинтетичного вуглецю (Loreto et al., 1996). Синтез терпену можливий завдяки активації інших джерел вуглецю, які є альтернативними фотосинтатами і ще не повністю ідентифіковані. Деякі дослідження показали, що ізопрен може утворюватися з глюкози, яка транспортується ксилемою, та хлоропластного крохмалю (Schnitzler et al., 2004).

Отже, абіотичні стреси можуть стимулювати викиди деяких видів БЛОР. Багато з летких сполук синтезуються внаслідок деградації клітинних структур і можуть використовуватися як індикатори деградації клітинної стінки (метанол і метан) або денатурації мембрани (шестивуглицеві леткі речовини). Викиди летких терпенів індукуються МЕР шляхом синтезу, розкриваючи важливі функції цих сполук у захисті від стресів. Фізіологічні та екологічні функції летких терпенів встановлені, однак необхідні додаткові дослідження для з'ясування молекулярних і біохімічних механізмів їхньої захисної ролі. Технічний прогрес дозволяє виявити індуковані викиди метилсаліцилату не тільки у відповідь на біотичний стрес, а й абіотичний. Таким чином, ця летка речовина стає центральною молекулою для сигналізації про стреси та активації набутої системної резистентності.

Біотичний стрес викликається травоядними тваринами, рослинами-паразитами та мікробними патогенами. Конститутивні БЛОР, що виділяються рослинами, надають сигнали для травоядних тварин, які використовують леткі сигнали, щоб знайти свій конкретний вид рослин-господаря серед інших рослин (Finnerty et al., 2017). Фітонциди рослин, індуковані травоядними тваринами (HIPV), в основному є БЛОР, синтезованими в рослинах після пошкодження

травоїдними тваринами. Проте деякі з конститутивних БЛОР виділяються з більшою швидкістю, і вони є важливою частиною суміші летких речовин, індукованих травоїдними тваринами (Holopainen, Gershenzon, 2010).

Фітонциди рослин, індуковані травоїдними тваринами, належать до двох основних класів: (1) леткі речовини зелених листків, що викидаються одразу після поранення (секунди–хвилини) і специфічно пов'язані з механічним пошкодженням клітинних мембран; (2) сполуки, які виділяються через кілька годин після ураження (монотерпени, сесквітерпени, гомотерпени, метилжасмонат), що вказує на індукцію специфічних генів. Викиди фітонцидів рослин, індуковані травоїдними тваринами з листків, викликані руйнуванням клітинних мембран при механічному пошкодженні та ферментами, що виділяються комахами з гризучим і колючосисним ротовим апаратом (Ponzio et al., 2013). Основна відмінність цих режимів харчування полягає в тому, що харчування комах, які гризуть рослинні тканини, індукує сигнальні шляхи жасмонової кислоти (JA) та етилену (ET) (Ponzio et al., 2013; Parazian et al., 2016). БЛОР, які викидаються під час усмоктування рослинних соків комахами, індукують сигнальний шлях саліцилової кислоти (SA) (Ponzio et al., 2013). Загалом, було виявлено, що суміш БЛОР, індукована сигнальним шляхом саліцилової кислоти, містить меншу кількість речовин, ніж суміш БЛОР, індукована сигнальним шляхом жасмонової кислоти (Wei et al., 2014).

Роль викидів БЛОР лісів у атмосфері

Органічний вуглець, що виділяється в атмосферу у вигляді БЛОР, постійно піддається реакціям у газовій фазі та фазах частинок протягом усього свого атмосферного життя. Продукти реакції осаджуються на органічних частинках та різних поверхнях (Blande et al., 2014; Holopainen et al., 2017) або окиснюються до низькомолекулярних газів CO або CO₂ (Kroll, Seinfeld, 2008). Friedman та Farmer (2018) узагальнили роль монотерпенів БЛОР в атмосферних реакціях у наступних трьох процесах: (1) БЛОР, які діють як вихідні вуглеводні для утворення вторинних органічних аерозолів в реакціях з озоном (O₃) (Joutsensaari et al., 2015; Zhao et al., 2017; Berndt et al., 2018), гідроксильним радикалом (-OH) (Berndt et al., 2018; Friedman, Farmer, 2018) або

нітратним радикалом (-NO₃) (Hellen et al., 2018); (2) БЛОР, які реагують з гідроксил радикалом (-OH), утворюючи перокси-радикали (-RO₂) (Zhao et al., 2015), які беруть участь у фотохімічному тропосферному утворенні O₃ (Berndt et al., 2018; Friedman, Farmer, 2018); (3) БЛОР, які реагують з O₃ вночі для продукування радикалів -OH (Lee et al., 2016).

Утворення фітотоксичного озону починається з фотохімічного окислення оксиду азоту (NO) до діоксиду азоту (NO₂) під впливом сонячного світла (Atkinson, Arey, 2003) і супроводжується взаємодією з антропогенними та біогенними леткими органічними речовинами (Pinto et al., 2010; Hellen, 2018). Утворення O₃ часто є найвищим у підвітряних сільських або лісових районах за межами міста, де оксиди азоту реагують з БЛОР (Jeon et al., 2014). Реакції новоутвореного O₃ з молекулами БЛОР, які мають подвійні зв'язки (Atkinson, Arey, 2003), також призводять до утворення реакційноздатних радикалів -OH (Berndt et al., 2018; Friedman, Farmer, 2018). На додаток до O₃, багато БЛОР дуже реактивні з гідроксильними (-OH) або нітратними (-NO₃) радикалами, що призводить до утворення вторинних органічних аерозолів (Atkinson, Arey, 2003). Оскільки OH-радикали є основним поглиначем парникового газу метану в атмосфері, конкуруючі БЛОР подовжують термін життя метану та посилюють потепління клімату (Kaplan et al., 2006; Laotawornkitkul et al., 2009). Навпаки, біогенні вторинні органічні аерозолі здатні розсіювати надлишок сонячної радіації та брати участь у формуванні хмар (Ehn et al., 2014), пом'якшуючи потепління клімату. Надзвичайно висока мінливість атмосферної реакційної здатності окремих БЛОР може вплинути на реакційну здатність місцевої суміші БЛОР. Наприклад, атмосферний час життя β-каріофілену та лонгіфолу з O₃ становить 2 хв та більше 33 діб відповідно (Atkinson, Arey, 2003).

Блакитний серпанок над лісистими ділянками (Went, 1960) є одним із перших явищ, яке вказує на те, що органічні леткі речовини, які виділяються з дерев, можуть бути залучені до хімічних реакцій в атмосфері, утворюючи O₃ та вторинні органічні аерозолі (Kulmala et al., 2013). Нещодавно було показано (Kirkby et al., 2016), що космічного випромінювання достатньо, щоб викликати зародження чистих БЛОР,

що призводить до утворення вторинних органічних аерозолей (SOA). Таким чином, вищі викиди БЛОР з лісів, органічні аерозольні частинки яких діють як ядра конденсації для молекул води і підсилюють розсіювання сонячного випромінювання (Joutsensaari et al., 2015; Zhao et al., 2017), призводять до виявлення надлишкової сонячної радіації на чистих, природних територіях. SOA поглинає світло в короткій видимій та ближній УФ-області (Saleh et al., 2013), тоді як первинні органічні аерозолі (POA) та чорний вуглець утворений, наприклад, лісовими пожежами і спалюванням біомаси, ефективніше поглинають теплове випромінювання в атмосфері і таким чином, пов'язані з глобальним потеплінням. Взаємодія біосфера–атмосфера є динамічною. Розуміння цих циклів покращує прогнози щодо зміни клімату та адаптації рослинності. Зміна фенології та умов зростання рослин впливає на потоки води та енергії в атмосфері (Sheil, 2018), таким чином впливаючи на кліматичні умови, які регулюють зміну рослинності. БЛОР з природної рослинності можуть суттєво впливати на формування хмар (Joutsensaari et al., 2015; Zhao et al., 2017) та опади в різних регіонах.

Проріджування молодого хвойного лісу необхідне для зменшення густоти деревостану та підтримки подальшого росту дерев. Механічні пошкодження під час проріджування призводять до викидів БЛОР, здебільшого у вигляді смоли монотерпену зі зрізаних дерев, залишків гілок, пеньків і колод (Räisänen et al., 2008). Комерційне розрідження збільшувало потік монотерпену в атмосферу в десятки разів на висоті 6 м над насадженням сосни жовтої або орегонської (*Pinus ponderosa* Douglas ex C. Lawson) (Schade, Goldstein, 2003). Було виявлено збільшення концентрації монотерпену у повітрі приблизно в 2–3 рази після проріджування та майже в чотири рази після вирубки *P. sylvestris* у порівнянні з викидами монотерпену з неушкодженого насадження сосни (Räisänen et al., 2008). Після вирубки лісу залишаються пеньки, які мають живу кореневу систему. При цьому виділяється потік смоли від кореневої системи до поверхні пенька для загоєння ран і значними викидами БЛОР із свіжої та висихаючої смоли. Kivimäenpää та ін. (2012) повідомили, що викиди монотерпену з площі зрізу пенька *P. sylvestris* становлять 27–1582 мг

м⁻² год⁻¹ при вимірюванні протягом 2–3 год після вирубки дерев і 2–79 мг м⁻² год⁻¹ після 50 діб. Під час довгострокового моніторингу встановлено, що середні викиди монотерпену з поверхні пеньків становлять 25 мг м⁻² год⁻¹. Kivimäenpää та ін. (2012) підраховали, що добові норми викидів монотерпену із свіжих пеньків вирубаного деревостану *P. sylvestris* зі щільністю 2000 дерев на 1 га можуть становити 100–710 г га⁻¹ д⁻¹ у 40-річному деревостані та 137–970 г га⁻¹ д⁻¹ у 60-річному деревостані. Kivimäenpää та ін. (2012) оцінили, що викиди БЛОР від щорічно вирубуваних лісів сосни звичайної (включаючи пеньки, гілки та підстилку з хвої) у Фінляндії становитимуть близько 15 кілотонн на рік, що складає приблизно 10% від передбачуваного річного викиду монотерпену (114 ктн) з недоторканих лісів *P. sylvestris* (Tarvainen et al., 2007).

Висновки

Загрозою для нинішніх лісів є глобальна зміна клімату, що змінює абіотичні умови зростання місцевих видів дерев, сприяє поширенню інтродукованих шкідників і патогенів. БЛОР лісових порід чутливі до абіотичних та біотичних стресів, пов'язаних зі зміною клімату. Зміни в профілях викидів БЛОР можуть визначати можливість виживання лісових видів та їхній подальший адаптаційний потенціал. Так, зростання частки ізопрену в лісових викидах БЛОР може зменшити кількість викидів на основі монотерпенів. Терпеноїди стимулюють утворення озону і вторинних органічних аерозолів в атмосфері, а також прямо чи опосередковано впливають на глобальні зміни клімату.

БЛОР у лісах виконують безліч функцій, і очевидно, що завдяки величезній різноманітності первинних БЛОР та продуктів реакцій в атмосфері, ми розуміємо лише незначну частину їхньої ролі в лісовій екосистемі. Рослини стикаються з різноманітними метаболічними та фізіологічними проблемами, які будуть накопичуватися під впливом зміни клімату. Розуміння цих циклів сприятиме удосконаленню прогнозів щодо стратегії адаптації рослинності за умов глобальних змін клімату. Викиди БЛОР в атмосферу можна розглядати як біологічні індикатори стану дерев і можуть бути використані для лісовпорядкування.

Дотримання етичних норм

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Л.М. Бацманова: [ID https://orcid.org/0000-0002-7995-8187](https://orcid.org/0000-0002-7995-8187)

О.І. Косик: [ID https://orcid.org/0000-0003-0873-3180](https://orcid.org/0000-0003-0873-3180)

Н.Ю. Таран: [ID https://orcid.org/0000-0002-8669-5899](https://orcid.org/0000-0002-8669-5899)

Н.В. Заїменко: [ID https://orcid.org/0000-0003-2379-1223](https://orcid.org/0000-0003-2379-1223)

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Aalto J., Kolari P., Hari P., Kerminen V., Schiestl-Aalto P., Aaltonen H., Levula J., Siivola E., Kulmala M., Back J. 2014. New foliage growth is a significant, unaccounted source for volatiles in boreal evergreen forests. *Biogeosciences*, 11: 1331–1344. <https://doi.org/10.5194/bg-11-1331-2014>
- Adebesin F., Widhalm J.R., Boachon B., Lefevre F., Pierman B., Lynch J.H., Alam I., Junqueira B., Benke R., Ray S., Porter J.A., Yanagisawa M., Wetzstein H.Y., Morgan J.A., Boutry M., Schuurink R.C., Dudareva N. 2017. Emission of volatile organic compounds from petunia flowers is facilitated by an ABC transporter. *Science*, 356: 1386–1388. <https://doi.org/10.1126/science.aan0826>
- Alessio G.A., De Lillis M., Fanelli M., Pinelli P. 2004. Direct and indirect impacts of fire on the isoprenoids emission from Mediterranean vegetation. *Functional Ecology*, 18(3): 357–364. <https://doi.org/10.1111/j.0269-8463.2004.00833.x>
- Ameye M., Allmann S., Verwaeren J., Smaghe G., Haesaert G., Schuurink R.C., Audenaert K. 2018. Green leaf volatile production by plants: a meta-analysis. *New Phytologist*, 220: 666–683. <https://doi.org/10.1111/nph.14671>
- Arimura G., Matsui K., Koeduka T., Holopainen J.K. 2017. Biosynthesis and regulation of plant volatiles, and their functional roles in ecosystem interactions and global environmental changes. In: Arimura G., Mafei M. (eds). *Plant specialized metabolism: genomics, biochemistry, and biological functions*. Boca Raton, Florida: CRC Press, pp. 185–237.
- Atkinson R. 2000. Atmospheric chemistry of VOCs and NOx. *Atmospheric Environment*, 34: 2063–2101. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(99\)00460-4](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(99)00460-4)
- Atkinson R., Arey J. 2003. Gas-phase tropospheric chemistry of biogenic volatile organic compounds: a review. *Atmospheric Environment*, 37: 197–219. [https://doi.org/10.1016/S1352-2310\(03\)00391-1](https://doi.org/10.1016/S1352-2310(03)00391-1)
- Bäck J., Aalto J., Henriksson M., Hakola H., He Q., Boy M. 2012. Chemodiversity of a Scots pine stand and implications for terpene air concentrations. *Biogeosciences*, 9: 689–702. <https://doi.org/10.5194/bg-9-689-2012>
- Bao H., Kondo A., Kaga A., Tada M., Sakaguti K., Inoue Y., Shimoda Y., Narumi D., Machimura T. 2008. Biogenic volatile organic compound emission potential of forests and paddy fields in the Kinki region of Japan. *Environmental Research*, 106: 156–169. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2007.09.009>
- Berndt T., Mender B., Scholz W., Fischer L., Herrmann H., Kulmala M., Hansel A. 2018. Accretion product formation from ozonolysis and OH radical reaction of alpha-pinene: mechanistic insight and the influence of isoprene and ethylene. *Environmental Science & Technology*, 52: 11069–11077. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b02210>
- Blande J.D., Holopainen J.K., Niinemets U. 2014. Plant volatiles in polluted atmospheres: stress responses and signal degradation. *Plant, Cell and Environment*, 37: 1892–1904. <https://doi.org/10.1111/pce.12352>
- Bonan G.B. 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320: 1444–1449. <https://doi.org/10.1126/science.1155121>
- Carlton A.G., Wiedinmyer C., Kroll J.H. 2009. A review of secondary organic aerosol (SOA) formation from isoprene. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 9: 4987–5005. <https://doi.org/10.5194/acp-9-4987-2009>
- Degenhardt J., Koellner T.G., Gershenzon J. 2009. Monoterpene and sesquiterpene synthases and the origin of terpene skeletal diversity in plants. *Phytochemistry*, 70: 1621–1637. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2009.07.030>
- Dicke M., Gols R., Ludeking D., Posthumus M.A. 1999. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 1907–1922. <https://doi.org/10.1023/A:1020942102181>
- Ditengou F.A., Mueller A., Rosenkranz M., Felten J., Lasok H., van Doorn M.M., Legue V., Palme K., Schnitzler J., Polle A. 2015. Volatile signalling by sesquiterpenes from ectomycorrhizal fungi reprogrammes root architecture. *Nature Communications*, 6: 6279. <https://doi.org/10.1038/ncomms7279>
- Dudareva N., Klempien A., Muhlemann J.K., Kaplan I. 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist*, 198: 16–32. <https://doi.org/10.1111/nph.12145>
- Ehn M., Thornton J.A., Kleist E., Sipilä M., Junninen H., Pullinen I., Springer M., Rubach F., Tillmann R., Lee B., Lopez-Hilfiker F., Andres S., Acir I.-H., Rissanen M., Jokinen T., Schobesberger S., Kangasluoma J., Kontkanen J., Nieminen T., Kurtén T., Nielsen L.B., Jørgensen S., Kjaergaard H.G., Canagaratna M., Dal Maso M., Berndt T., Petäjä T., Wahner A., Kerminen V.-M., Kulmala M., Worsnop D.R., Wildt J., Thomas F., Mentel T.F. 2014. A large source of low-volatility secondary organic aerosol. *Nature*, 506: 476–479. <https://doi.org/10.1038/nature13032>

- Eller A.S.D., Harley P., Monson R.K. 2013. Potential contribution of exposed resin to ecosystem emissions of monoterpenes. *Atmospheric Environment*, 77: 440–444. <http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2013.05.028>
- Fält-Nardmann J.J., Tikkanen O.-P., Ruohomäki K., Otto L.-F., Leinonen R., Pöyry J., Saikkonen K., Neuvonen S. 2018. The recent northward expansion of *Lymantria monacha* in relation to realised changes in temperatures of different seasons. *Forest Ecology and Management*, 427: 96–105. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.053>
- Fini A., Brunetti C., Loreto F., Centritto M., Ferrini F., Tattini M. 2017. Isoprene responses and functions in plants challenged by environmental pressures associated to climate change. *Front Plant Science*, 8: 1281. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01281>
- Finlayson-Pitts B.J. 2017. Introductory lecture: atmospheric chemistry in the Anthropocene. *Faraday Discussions*, 200: 11–58. <https://doi.org/10.1039/c7fd00161d>
- Finnerty P.B., Stutz R.S., Price C.J., Banks P.B., McArthur C. 2017. Leaf odour cues enable non-random foraging by mammalian herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 86: 1317–1328. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12748>
- Flexas J., Bota J., Loreto F., Cornic G., Sharkey T.D. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C(3) plants. *Plant Biology*, 6: 269–279. <https://doi.org/10.1055/s-2004-820867>
- Friedman B., Farmer D.K. 2018. SOA and gas phase organic acid yields from the sequential photooxidation of seven monoterpenes. *Atmospheric Environment*, 187: 335–345. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2018.06.003>
- Geron C.D., Arnsts R.R. 2010. Seasonal monoterpene and sesquiterpene emissions from *Pinus taeda* and *Pinus virginiana*. *Atmospheric Environment*, 44: 4240–4251. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2010.06.054>
- Ghimire R.P., Markkanen J.M., Kivimäenpää M., Lyytikäinen-Saarenmaa P., Holopainen J.K. 2013. Needle removal by pine sawfly larvae increases branch-level VOC emissions and reduces below-ground emissions of scots pine. *Environmental Science & Technology*, 47(9): 4325–4332. <https://doi.org/10.1021/es4006064>
- Ghimire R.P., Kivimäenpää M., Blomqvist M., Holopainen T., Lyytikäinen-Saarenmaa P., Holopainen J.K. 2016. Effect of bark beetle (*Ips typographus* L.) attack on bark VOC emissions of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) trees. *Atmospheric Environment*, 126: 145–152. https://ui.adsabs.harvard.edu/link_gateway/2016AtmEn.126..145G/doi:10.1016/j.atmosenv.2015.11.049
- Ghirardo A., Gutknecht J., Zimmer I., Brüeggemann N., Schnitzler J. 2011. Biogenic volatile organic compound and respiratory CO₂ emissions after ¹³C-labeling: Online tracing of C translocation dynamics in poplar plants. *PLoS ONE*, 6(2): e17393. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017393>
- Ghirardo A., Koch K., Taipale R., Zimmer I., Schnitzler J.P., Rinne J. 2010. Determination of de novo and pool emissions of terpenes from four common boreal/alpine trees by ¹³CO₂ labelling and PTR-MS analysis. *Plant Cell and Environment*, 33: 781–792. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02104.x>
- Gilg A., Bearfeld J., Tittiger C., Welch W., Blomquist G. 2005. Isolation and functional expression of an animal geranyl diphosphate synthase and its role in bark beetle pheromone biosynthesis. *Proceeding of the National Academy of Sciences (USA)*, 102(28): 9760–9765. <https://doi.org/10.1073/pnas.0503277102>
- Goh C.H., Ko S.M., Koh S., Kim Y.J., Bae H.J. 2012. Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. *Journal of Plant Biology*, 55: 93–101. <https://doi.org/10.1007/s12374-011-9195-2>
- Gray D., Lerda M., Goldstein A. 2003. Influences of temperature history, water stress, and needle age on methylbutenol emissions. *Ecology*, 84: 765–776.
- Guenther A.B., Jiang X., Heald C.L., Sakulyanontvittaya T., Duhl T., Emmons L.K., Wang X. 2012. The model of emissions of gases and aerosols from nature version 2.1 (MEGAN2.1): An extended and updated framework for modeling biogenic emissions. *Geoscientific Model Development*, 5: 1471–1492. <https://doi.org/10.5194/gmd-5-1471-2012>
- Haapanala S., Hakola H., Hellen H., Vestenius M., Levula J., Rinne J. 2012. Is forest management a significant source of monoterpenes into the boreal atmosphere? *Biogeosciences*, 9: 1291–1300. <http://dx.doi.org/10.5194/bgd-8-8067-2011>
- Hansen U., Seufert G. 1999. Terpenoid emission from *Citrus sinensis* (L.) OSBECK under drought stress. *Physics and Chemistry of the Earth, Part B*, 24: 681–687. [https://doi.org/10.1016/S1464-1909\(99\)00065-9](https://doi.org/10.1016/S1464-1909(99)00065-9)
- Harrison S.P., Morfopoulos C., Dani K.G.S, Prentice I.C., Arneth A., Atwell B.J., Barkley M.P., Leishman M.R., Loreto F., Medlyn B.E., Niinemets U., Possell M., Penuelas J., Wright I.J. 2013. Volatile isoprenoid emissions from plant to planet. *New Phytologist*, 197: 49–57. <https://doi.org/10.1111/nph.12021>
- Hellen H., Praplan A.P., Tykkä T., Ylivinkka I., Vakkari V., Bäck J., Petäjä T., Kulmala M., Hakola H. 2018. Long-term measurements of volatile organic compounds highlight the importance of sesquiterpenes for the atmospheric chemistry of a boreal forest. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 18: 13839–13863. <https://doi.org/10.5194/acp-18-13839-2018>
- Holopainen J.K., Gershenson J. 2010. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. *Trends in Plant Science*, 15: 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.01.006>
- Holopainen J.K., Kivimäenpää M., Nizkorodov S.A. 2017. Plant-derived secondary organic material in the air and ecosystems. *Trends in Plant Science*, 22(9): 744–753. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.07.004>
- Hopkins R.J., van Dam N.M., van Loon J.J.A. 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annual Review of Entomology*, 54: 57–83. <https://doi.org/10.1029/2005GB002590>
- Huang J., Hartmann H., Hellén H., Wisthaler A., Perreca E., Weinhold A., Rucker A., van Dam N.M., Gershenson J., Trumbore S., Behrend T. 2018. New perspectives on CO₂, temperature, and light effects on BVOC emissions using

- online measurements by PTR-MS and cavity ring-down spectroscopy. *Environment Science and Technology*, 52(23): 13811–13823. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b01435>
- Iason G.R., O'Reilly-Wapstra J.M., Brewer M.J., Summers R.W., Moore B.D. 2011. Do multiple herbivores maintain chemical diversity of Scots pine monoterpenes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366: 1337–1345. <https://doi.org/10.1098%2Frstb.2010.0236>
- Jardine K.J., Jardine A.B., Holm J.A., Lombardozi D.L., Negron-Juarez R.I., Martin S.T., Beller H.R., Gimenez B.O., Higuichi N., Chambers J.Q. 2017. Monoterpene 'thermometer' of tropical forest-atmosphere response to climate warming. *Plant, Cell and Environment*, 40: 441–452. <https://doi.org/10.1111/pce.12879>
- Jeon W., Lee S., Lee H., Park C., Kim D., Park S. 2014. A study on high ozone formation mechanism associated with change of NOx/ VOCs ratio at a rural area in the Korean Peninsula. *Atmospheric Environment*, 89: 10–21. <http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2014.02.005>
- Joó É., Dewulf J., Amelynck C., Schoon N., Pokorska O., Simpraga M., Steppe K., Aubinet M., Van Langenhove H. 2011. Constitutive versus heat and biotic stress induced BVOC emissions in *Pseudotsuga menziesii*. *Atmospheric Environment*, 45: 3655–3662. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2011.04.048>
- Joutsensaari J., Yli-Pirilä P., Korhonen H., Arola A., Blande J.D., Heijari J., Kivimäenpää M., Mikkonen S., Hao L., Miettinen P., Lyytikäinen-Saarenmaa P., Faiola C.L., Laaksonen A., Holopainen J.K. 2015. Biotic stress accelerates formation of climate-relevant aerosols in boreal forests. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 15: 12139–12157. <https://doi.org/10.5194/acp-15-12139-2015>
- Kaplan J.O., Folberth G., Hauglustaine D.A. 2006. Role of methane and biogenic volatile organic compound sources in late glacial and Holocene fluctuations of atmospheric methane concentrations. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(2): GB2016 (16 pp.). <https://doi.org/10.1029/2005GB002590>
- Karl M., Guenther A., Koble R., Leip A., Seufert G. 2009. A new European plant-specific emission inventory of biogenic volatile organic compounds for use in atmospheric transport models. *Biogeosciences*, 6: 1059–1087. <https://doi.org/10.5194/bg-6-1059-2009>
- Kesselmeier J., Staudt B. 1999. Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry*, 33: 23–88. <https://doi.org/10.1023/A:1006127516791>
- Kesselmeier J., Ciccioli P., Kuhn U., Stefani P., Biesenthal T., Rottenberger S., Wolf A., Vitullo M., Valentini R., Nobre A., Kabat P., Andreae M. 2002. Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochemical Cycles*, 16: 1126. <https://doi.org/10.1029/2001GB001813>
- Kirkby J., Duplissy J., Sengupta K., Frege C., Gordon H., Williamson C., Heinritzi M., Simon M., Yan C., Almeida J., Tröstl J., Nieminen T., Ortega I.K., Wagner R., Adamov A., Amorim A., Bernhammer A.-K., Bianchi F., Breitenlechner M., Brilke S., Chen X., Craven J., Dias A., Ehrhart S., Flagan R.C., Franchin A., Fuchs C., Guida R., Hakala J., Hoyle C.R., Jokinen T., Junninen H., Kangasluoma J., Kim J., Krapf M., Kürten A., Laaksonen A., Lehtipalo K., Makhmutov V., Mathot S., Molteni U., Onnela A., Peräkylä O., Piel F., Petäjä T., Praplan A.P., Pringle K., Rap A., Richards N.A.D., Riipinen I., Rissanen M.P., Rondo L., Sarnela N., Schobesberger S., Scott C.E., Seinfeld J.H., Sipilä M., Steiner G., Stozhkov Y., Stratmann F., Tomé A., Virtanen A., Vogel A.L., Wagner A.C., Wagner P.E., Weingartner E., Wimmer D., Winkler P.M., Ye P., Zhang X., Hansel A., Dommen J., Donahue N.M., Worsnop D.R., Baltensperger U., Kulmala M., Carslaw K.S., Curtius J. 2016. Ion-induced nucleation of pure biogenic particles. *Nature*, 533: 521–526. <https://doi.org/10.1038/nature17953>
- Kivimäenpää M., Markkanen J.M., Ghimire R.P., Holopainen T., Vuorinen M., Holopainen J.K. 2018. Scots pine provenance affect the emission rate and chemical composition of volatile organic compounds of forest floor. *Canadian Journal of Forest Research*, 48: 1373–1381. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0049>
- Kivimäenpää M., Magsarjav N., Ghimire R., Markkanen J., Heijari J., Vuorinen M., Holopainen J.K. 2012. Influence of tree provenance on biogenic VOC emissions of Scots pine (*Pinus sylvestris*) stumps. *Atmospheric Environment*, 60: 477–485. <http://dx.doi.org/10.1016/j.atmosenv.2012.07.018>
- Kroll J.H., Seinfeld J.H. 2008. Chemistry of secondary organic aerosol: formation and evolution of low-volatility organics in the atmosphere. *Atmospheric Environment*, 42: 3593–3624. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.01.003>
- Kulmala M., Nieminen T., Chellapermal R., Makkonen R., Bäck J., Kerminen V. 2013. Climate feedbacks linking the increasing atmospheric CO₂ concentration, BVOC emissions, aerosols and clouds in forest ecosystems. In: Niinemets U., Monson R.K. (eds). *Biology, controls and models of tree volatile organic compound emissions*. Dordrecht, Netherlands: Springer, pp. 489–508. http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-6606-8_17
- Kwak S.-Y., Wong M.H., Lew T.T. S., Bisker G., Lee M.A., Kaplan A., Dong J., Liu A.T., Koman V.B., Sinclair R., Hamann C., Strano M.S. 2017. Nanosensor technology applied to living plant systems. *Annual Review of Analytical Chemistry. Annual Reviews*, 10: 113–140. <https://doi.org/10.1146/annurev-anchem-061516-045310>
- Laothawornkitkul J., Taylor J.E., Paul N.D., Hewitt C.N. 2009. Biogenic volatile organic compounds in the Earth system. *New Phytologist*, 183: 27–51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02859.x>
- Lee A.K.Y., Abbatt J.P.D., Leatch W.R., Li S., Sjostedt S.J., Wentzell J.J.B., Liggio J., Macdonald A.M. 2016. Substantial secondary organic aerosol formation in a coniferous forest: observations of both day- and nighttime chemistry. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 16: 6721–6733. <https://doi.org/10.5194/acp-16-6721-2016>

- Lin C., Owen S.M., Penuelas J. 2007. Volatile organic compounds in the roots and rhizosphere of *Pinus* spp. *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 951–960. http://localhost/var/www/apps/conversion/tmp/scratch_1/dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.11.007
- Lin W., Zhao Z., Lai J.M., Liu Y.F., Huang X.R., Yi Z.G. 2019. Effects of temperature and light on isoprene and monoterpene emission from *Loropetalum chinense* and *Nandina domestica*. *Acta Scientiae Circumstantiae [Huanjing Kexue Xuebao]*, 39: 3126–3133. <http://dx.doi.org/10.1016/j.apr.2022.101397>
- Litvak M.E., Monson R.K. 1998. Patterns of induced and constitutive monoterpene defenses in conifer needles in relation to herbivory patterns. *Oecologia*, 114(4): 531–540. <https://doi.org/10.1007/s004420050477>
- Litvinova L.I. 1982. Rol letuchikh fitontsidov rasteniy v ochishchenii atmosfernogo vozdukhа ot nekotorykh toksichnykh vybrosov predpriyatiy i avtotransporta. *Gigiena i sanitariya*, 4: 13–16. [Литвинова Л.И. 1982. Роль летучих фитонцидов растений в очищении атмосферного воздуха от некоторых токсичных выбросов предприятий и автотранспорта. *Гигиена и санитария*, 4: 13–16].
- Loreto F., Schnitzler J.P. 2010. Abiotic stresses and induced BVOCs. *Trends in Plant Science*, 15: 154–166. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.12.006>
- Loreto F., Bagnoli F., Fineschi S. 2009. One species, many terpenes: matching chemical and biological diversity. *Trends in Plant Science*, 14: 416–420. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.06.003>
- Loreto F., Barta C., Brilli F., Nogues I. 2006. On the induction of volatile organic compound emissions by plants as consequence of wounding or fluctuations of light and temperature. *Plant, Cell & Environment*, 29(9): 1820–18285. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01561.x>
- Loreto F., Ciccioli P., Brancaleoni E., Cecinato A., Frattoni M., Sharkey T.D. 1996. Different sources of acetyl CoA contribute to form three classes of terpenoid emitted by *Quercus ilex* L. leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 93: 9966–996981.
- Maffei M.E. 2010. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. *South African Journal of Botany*, 76: 612–631. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.003>
- Maja M.M., Kasurinen A., Holopainen T., Kontunen-Soppela S., Oksanen E., Holopainen J.K. 2015. Volatile organic compounds emitted from silver birch of different provenances across a latitudinal gradient in Finland. *Tree Physiology*, 35: 975–986. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv052>
- Maja M.M., Kasurinen A., Yli-Pirilä P., Joutsensaari J., Klemola T., Holopainen T., Holopainen J.K. 2014. Contrasting responses of silver birch VOC emissions to short- and long-term herbivory. *Tree Physiology*, 34(3): 241–252. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt127>
- Martin D., Bohlmann J., Gershenzon J., Francke W., Seybold S. 2003. A novel sex-specific and inducible monoterpene synthase activity associated with a pine bark beetle, the pine engraver, *Ips pini*. *Naturwissenschaften*, 90: 173–179. <https://doi.org/10.1007/s00114-003-0410-y>
- Messina P., Lathiere J., Sindelarova K., Vuichard N., Granier C., Ghattas J., Cozic A., Hauglustaine D.A. 2016. Global biogenic volatile organic compound emissions in the ORCHIDEE and MEGAN models and sensitivity to key parameters. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 16: 14169–14202. <https://doi.org/10.5194/acp-16-14169-2016>
- Misztal P.K., Hewitt C.N., Wildt J., Blande J.D., Eller A.S.D., Fares S., Gentner D.R., Gilman J.B., Graus M., Greenberg J., Guenther A.B., Hansel A., Harley P., Huang M., Jardine K., Karl T., Kaser L., Keutsch F.N., Kiendler-Scharr A., Kleist E., Lerner B.M., Li T., Mak J., Nölscher A.C., Schnitzhofer R., Sinha V., Thornton B., Warneke C., Wegener F., Werner C., Williams J., Worton D.R., Yassa N., Goldstein A.H. 2015. Atmospheric benzenoid emissions from plants rival those from fossil fuels. *Scientific Reports*, 5: 12064. <https://doi.org/10.1038/srep12064>
- Mofikoya A.O., Bui T.N.T., Kivimäenpää M., Holopainen J.K., Himanen S.J., Blande J.D. 2019. Foliar behaviour of biogenic semi-volatiles: potential applications in sustainable pest management. *Arthropod-Plant Interactions*, 13: 193–212. <https://doi.org/10.1007/s11829-019-09676-1>
- Mutanda I., Saitoh S., Inafuku M., Aoyama H., Takamine T., Satou K., Akutsu M., Teruya K., Tamotsu H., Shimoji M., Sunagawa H., Oku H. 2016. Gene expression analysis of disabled and re-induced isoprene emission by the tropical tree *Ficus septica* before and after cold ambient temperature exposure. *Tree Physiology*, 36: 873–882. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw032>
- Naudts K., Chen Y., McGrath M.J., Ryder J., Valade A., Otto J., Luyssaert S. 2016. Europe's forest management did not mitigate climate warming. *Science*, 351: 597–600. <https://doi.org/10.1126/science.aad7270>
- Niinemetts U., Loreto F., Reichstein M. 2004. Physiological and physico-chemical controls on foliar volatile organic compound emissions. *Trends in Plant Science*, 9(4): 180–186. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.02.006>
- Oderbolz D.C., Aksoyoglu S., Keller J., Barmpadimos I., Steinbrecher R., Skjoth C.A., Plass-Duelmer C., Prevot A.S.H. 2013. A comprehensive emission inventory of biogenic volatile organic compounds in Europe: improved seasonality and land-cover. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 13: 1689–1712. <https://doi.org/10.5194/acp-13-1689-2013>
- Papazian S., Khaling E., Bonnet C., Lassueur S., Reymond P., Moritz T., Blande J.D., Albrechtsen B.R. 2016. Central metabolic responses to ozone and herbivory affect photosynthesis and stomatal closure. *Plant Physiology*, 172: 2057–2078. <https://doi.org/10.1104/PP.16.01318>

- Pasqua G., Monacelli B., Manfredini C., Loreto F., Perez G. 2002. The role of isoprenoid accumulation and oxidation in sealing wounded needles of Mediterranean pines. *Plant Science*, 163(2): 355–359. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00139-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00139-5)
- Peñuelas J., Staudt M. 2010. BVOCs and global change. *Trends in Plant Science*, 15(3): 133–144. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.12.005>
- Peñuelas J., Asensio D., Tholl D., Wenke K., Rosenkranz M., Piechulla B., Schnitzler J.P. 2014. Biogenic volatile emissions from the soil. *Plant, Cell and Environment*, 37: 1866–1891. <https://doi.org/10.1111/pce.12340>
- Pétron G., Harley P., Greenberg J., Guenther A.B. 2001. Seasonal temperature variations influence isoprene emission. *Geophysical Research Letters*, 28: 1707–1710. <https://doi.org/10.1029/2000GL011583>
- Pinto D.M., Blande J.D., Souza S.R., Nerg A., Holopainen J.K. 2010. Plant volatile organic compounds (VOCs) in ozone (O₃) polluted atmospheres: the ecological effects. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 22–34. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9732-3>
- Ponzio C., Gols R., Pieterse C.M.J., Dicke M. 2013. Ecological and phytohormonal aspects of plant volatile emission in response to single and dual infestations with herbivores and phytopathogens. *Functional Ecology*, 27: 587–598. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12035>
- Potosnak M.J., LeSturgeon L., Pallardy S.G., Hosman K.P., Gu L., Karl T., Geron C., Guenther A.B. 2014. Observed and modeled ecosystem isoprene fluxes from an oak-dominated temperate forest and the influence of drought stress. *Atmospheric Environment*, 84: 314–322. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.065>
- Räsänen T., Ryyppö A., Kellomäki S. 2008. Impact of timber felling on the ambient monoterpene concentration of a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest. *Atmospheric Environment*, 42: 6759–6766. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.05.035>
- Rantala P., Aalto J., Taipale R., Ruuskanen T.M., Rinne J. 2015. Annual cycle of volatile organic compound exchange between a boreal pine forest and the atmosphere. *Biogeosciences*, 12: 5753–5770. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5753-2015>
- Rasheed M.U., Kasurinen A., Kivimäenpää M., Ghimire R., Häikiö E., Mpamah P., Holopainen J.K., Holopainen T. 2017. The responses of shoot-root-rhizosphere continuum to simultaneous fertilizer addition, warming, ozone and herbivory in young Scots pine seedlings in a high latitude field experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 114: 279–294. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.07.024>
- Rasmann S., Kollner T., Degenhardt J., Hiltbold I., Toepfer S., Kuhlmann U., Gershenson J., Turlings T. 2005. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature*, 434: 732–737. <https://doi.org/10.1038/nature03451>
- Robinson E.A., Ryan G.D., Newman J.A. 2012. A meta-analytical review of the effects of elevated CO₂ on plant-arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables. *New Phytologist*, 194: 321–336. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04074.x>
- Ruuskanen T., Kolari P., Back J., Kulmala M., Rinne J., Hakola H., Taipale R., Raivonen M., Altimir N., Hari P. 2005. On-line field measurements of monoterpene emissions from Scots pine by proton-transfer-reaction mass spectrometry. *Boreal Environment Research*, 10: 553–567.
- Saleh R., Hennigan C.J., McMeeking G.R., Chuang W.K., Robinson E.S., Coe H., Donahue N.M., Robinson A.L. 2013. Absorptivity of brown carbon in fresh and photo-chemically aged biomassburning emissions. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 13: 7683–7693. <https://doi.org/10.5194/acp-13-7683-2013>
- Sallas L., Luomala E.M., Utriainen J., Kainulainen P., Holopainen J.K. 2003. Contrasting effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature on Rubisco activity, chlorophyll fluorescence, needle ultrastructure and secondary metabolites in conifer seedlings. *Tree Physiology*, 23: 97–108. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.2.97>
- Sanadze G.A. 2017. Biogenic isoprene emission as expression of dissipativity, a fundamental cell property. *Russian Journal of Plant Physiology*, 64: 133–140. <https://doi.org/10.1134/S102144371702011X>
- Schade G., Goldstein A. 2003. Increase of monoterpene emissions from a pine plantation as a result of mechanical disturbances. *Geophysical Research Letters*, 30(7), 1380: 33–1–33–4. <https://doi.org/10.1029/2002GL016138>
- Schade G.W., Custer T.G. 2004. OVOC emissions from agricultural soil in northern Germany during the 2003 European heat wave. *Atmospheric Environment*, 38: 6105–6114. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2004.08.017>
- Schiestl F.P. 2017. Innate receiver bias: its role in the ecology and evolution of plant–animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48: 585–603. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-023039>
- Schnitzler J.-P., Kreuzwieser J., Heizmann U., Rennenberg H., Wisthaler A., Armin Hansel A. 2004. Contribution of different carbon sources to isoprene biosynthesis in poplar leaves. *Plant Physiology*, 135(1): 152–160. <https://doi.org/10.1104/pp.103.037374>
- Sharkey T.D., Wiberley A.E., Donohue A.R. 2008. Isoprene emission from plants: why and how. *Annals of Botany*, 101(1): 5–18. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm240>
- Sheil D. 2018. Forests, atmospheric water and an uncertain future: the new biology of the global water cycle. *Forest Ecosystems*, 5: 19. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0138-y>
- Sindelarova K., Granier C., Bouarar I., Guenther A., Tilmes S., Stavrakou T., Müller J.-F., Kuhn U., Stefani P., Knorr W. 2014. Global data set of biogenic VOC emissions calculated by the MEGAN model over the last 30 years. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 14(17): 9317–9341. <https://doi.org/10.5194/acp-14-9317-2014>

- Steeghs M., Bais H., de Gouw J., Goldan P., Kuster W., Northway M., Fall R., Vivanco J. 2004. Proton-transfer-reaction mass spectrometry as a new tool for real time analysis of root-secreted volatile organic compounds in arabidopsis. *Plant Physiology*, 135: 47–58. <https://doi.org/10.1104%2Fpp.104.038703>
- Stephenson N.L., Das A.J., Condit R., Russo S.E., Baker P.J., Beckman N.G., Coomes D.A., Lines E.R., Morris W.K., Rüger N., Alvarez E., Blundo C., Bunyavejchewin S., Chuyong G., Davies S.J., Duque A., Ewango C.N., Flores O., Franklin J.F., Grau H.R., Hao Z., Harmon M.E., Hubbell S.P., Kenfack D., Lin Y., Makana J.-R., Malizia A., Malizia L.R., Pabst R.J., Pongpattananurak N., Su S.H., Sun I.-F., Tan S., Thomas D., Mantgem P. J. van, Wang X., Wiser S.K., Zavala M.A. 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507: 90–93. <https://doi.org/10.1038/nature12914>
- Taggart R.E., Cross A.T. 2009. Global greenhouse to icehouse and back again: The origin and future of the Boreal Forest biome. *Global Planet Change*, 65: 115–121. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2008.10.014>
- Tarvainen V., Hakola H., Rinne J., Hellen H., Haapanala S. 2007. Towards a comprehensive emission inventory of terpenoids from boreal ecosystems. *Tellus. Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 59(3): 526–534. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2007.00263.x>
- Terra W.C.; Campos V.P.; Martins S.J., Costa L.S.A.S., Pereira da Silva J., Barros A.F., Lopes L.E., Santos T.C.N., Smant G., Oliveira D.F. 2018. Volatile organic molecules from *Fusarium oxysporum* strain 21 with nematocidal activity against *Meloidogyne incognita*. *Crop Protection*, 106: 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.12.022>
- Tiiva P., Häikiö E., Kasurinen A. 2018. Impact of warming, moderate nitrogen addition and bark herbivory on BVOC emissions and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings. *Tree Physiology*, 38: 1461–1475. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy029>
- Tiiva P., Julkunen-Tiitto R., Haikio E., Kasurinen A. 2019. Belowground responses of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings to experimental warming, moderate nitrogen addition and bark herbivory. *Canadian Journal of Forest Research*, 49: 647–660. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0099>
- Tissier A., Morgan J.A., Dudareva N. 2017. Plant volatiles: going ‘in’ but not ‘out’ of trichome cavities. *Trends in Plant Science*, 22: 930–938. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.001>
- Unger N. 2014. Human land-use-driven reduction of forest volatiles cools global climate. *Nature Climate Change*, 4: 907–910. <https://doi.org/10.1038/nclimate2347>
- Van Meeningen Y., Schurgers G., Rinnan R., Holst T. 2016. BVOC emissions from English oak (*Quercus robur*) and European beech (*Fagus sylvatica*) along a latitudinal gradient. *Biogeosciences*, 13: 6067–6080. <https://doi.org/10.5194/bg-13-6067-2016>
- Van Meeningen Y., Schurgers G., Rinnan R., Holst T., 2017. Isoprenoid emission response to changing light conditions of English oak, European beech and Norway spruce. *Biogeosciences*, 14: 4045–4060. <https://doi.org/10.5194/bg-2016-526>
- Vanhatalo A., Chan T., Aalto J., Korhonen J.F., Kolari P., Holttä T., Nikinmaa E., Back J. 2015. Tree water relations can trigger monoterpene emissions from Scots pine stems during spring recovery. *Biogeosciences*, 12: 5353–5363. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5353-2015>
- Velikova V., Pinelli P., Loreto F. 2005. Consequences of inhibition of isoprene synthesis in *Phragmites australis* leaves exposed to elevated temperatures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 106: 209–217. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.10.009>
- Virtanen A., Joutsensaari J., Koop T., Kannosto J., Yli-Pirilä P., Leskinen J., Mäkelä J.M., Holopainen J.K., Poschl U., Kulmala M., Worsnop D.R., Laaksonen A. 2010. An amorphous solid state of biogenic secondary organic aerosol particles. *Nature*, 467: 824–827. <https://doi.org/10.1038/nature09455>
- Wei J., van Loon J.J.A., Gols R., Menzel T.R., Li N., Kang L., Dicke M. 2014. Reciprocal crosstalk between jasmonate and salicylate defence-signalling pathways modulates plant volatile emission and herbivore host-selection behaviour. *Journal of Experimental Botany*, 65: 3289–3298. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru181>
- Went F. 1960. Blue hazes in the atmosphere. *Nature*, 187: 641–643. <https://doi.org/10.1038/187641a0>
- Wilbon P.A., Chu F., Tang C. 2013. Progress in renewable polymers from natural terpenes, terpenoids, and rosin. *Macromolecular Rapid Communications*, 34: 8–37. <https://doi.org/10.1002/marc.201200513>
- Wilkinson M.J., Monson R.K., Trahan N., Lee S., Brown E., Jackson R.B., Polley H.W., Fay P.A., Fall R. 2009. Leaf isoprene emission rate as a function of atmospheric CO₂ concentration. *Global Change Biology*, 15: 1189–1200. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01803.x>
- Yassa N., Song W., Lelieveld J., Vanhatalo A., Bäck J., Williams J. 2012. Diel cycles of isoprenoids in the emissions of Norway spruce, four Scots pine chemotypes, and in Boreal forest ambient air during HUMPPA-COPEC-2010. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 12: 7215–7229. <https://doi.org/10.5194/acp-12-7215-2012>
- Zager J.J., Lange B.M. 2018. Assessing flux distribution associated with metabolic specialization of glandular trichomes. *Trends in Plant Science*, 23(7): 638–647. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.04.003>
- Zhao Y., Wingen L.M., Perraud V., Greaves J., Finlayson-Pitts B.J. 2015. Role of the reaction of stabilized Criegee intermediates with peroxy radicals in particle formation and growth in air. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 17(19): 12500–12514. <http://doi.org/10.1039/c5cp01171j>

- Zhao D.F., Buchholz A., Tillmann R., Kleist E., Wu C., Rubach F., Kiendler-Scharr A., Rudich Y., Wildt J., Mentel T.F. 2017. Environmental conditions regulate the impact of plants on cloud formation. *Nature Communications*, 8: 14067. <https://doi.org/10.1038/ncomms14067>
- Zulak K.G., Bohlmann J. 2010. Terpenoid biosynthesis and specialized vascular cells of conifer defense. *Journal of Integrative Plant Biology*, 52: 86–97. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2010.00910.x>

Biogenic volatile organic substances of forests and their influence on climate

L.M. BATSMANOVA¹, N.Yu. TARAN¹, O.I. KOSYK¹, N.V. ZAIMENKO²

¹ Taras Shevchenko National University of Kyiv;
Educational and Scientific Centre "Institute of Biology and Medicine",
64/13 Volodymyrska Str., Kyiv 01601, Ukraine

² M.M. Gryshko National Botanical Garden of National Academy of Sciences of Ukraine,
1 Tymiryazevska Str., Kyiv 01014, Ukraine

Abstract. The article analyzes and summarizes data of scientific publications related to biogenic volatile organic compounds (BVOCs) of forests, their impact on atmospheric processes and climate. Studies of BVOCs of forests attracted the attention of many scientists during recent decades, including such aspects as mechanisms of synthesis and emissions, chemical composition, influence of biotic and abiotic factors. It was noted that during processes of their life activities, higher plants emit volatile organic substances into the air, which affects the chemical composition and physical state of the atmosphere, and adaptation of forests to ecological stress associated with climate change. BVOCs play a key role in the ozone formation and quenching, resulting in the formation of oxidation products — secondary organic aerosols that scatter sunlight and affect the formation of clouds and, ultimately, the climate. The need to take into account the functional dynamics of BVOCs at the ecosystem level is demonstrated: from the interaction of different types of ecosystems to the degradation of atmospheric compounds and potential functions of products of their reactions.

Keywords: biogenic volatile organic substances of plants, climate change, ecosystem, environmental stress, forests, lipophilic substances, ozone, secondary organic aerosols, terpenoids



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.283>

RESEARCH ARTICLE

Альтернативне застосування деяких SSR ДНК маркерів у експериментальній мікології

Сергій М. БОЙКО 

Інститут еволюційної екології НАН України, вул. акад. Лебедева 37, Київ 03143, Україна

Адреса для листування: bsmbio@ukr.net

Реферат. Продемонстровано доцільність використання унікальних для *Schizophyllum commune* SSR ДНК маркерів у різних видів грибів для вирішення популяційно-генетичних питань. Для зразків *Auricularia auricula-judae* та *Irpex lacteus* спостерігали утворення гетерогенних ампліконів з довжиною переважно до 500 нп, що забезпечувало їхню високу роздільну здатність та полегшувало аналіз даних. Встановлені набори генетичних маркерів є ефективними для методу фінгерпринту ДНК видів *S. commune*, *I. lacteus*, *A. auricula-judae* і є перспективними для представників роду *Pleurotus*, але потребують подальшого розширення їхньої чисельності.

Ключові слова: генетичне профілювання, геномна ДНК, гетерогенність ампліконів, маркери ДНК, праймери, *Schizophyllum commune*

Вступ

Гриби трапляються в усіх екосистемах і демонструють велику різноманітність життєвих форм. Традиційно види грибів відокремлювали за морфологічними ознаками, однак значна мінливість таких ознак, в тому числі через субстратну приналежність та різноманітні умови зростання грибів, у багатьох випадках не дають однозначних результатів (Znidarsic, Pavko, 2001; Anusha et al., 2012). Наприклад, для *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. було виявлено вісім філогенетичних груп (Vilgalys, Sun, 1994), а для *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. — низку філогенетичних груп у Європі та Північній Америці (Johannesson, Stenlid, 2003). З розвитком молекулярних методів значно інтенсифікувався дослідницький процес у питаннях розуміння видового багатства, еколого-популяційного

різноманіття, з'явилась можливість з нових позицій оцінити стан генетичних ресурсів грибів та розробити шляхи їхнього збереження (Urbanelli et al., 2003; Klaassen, Osharov, 2007; Tra Bi et al., 2019; He et al., 2022).

Для вирішення більшості питань популяційної генетики використовуються генетичні маркери, які є вибірково нейтральними, відтворюваними, високоінформативними та недорогими. Ізоферменти, які мають достатню варіативність у локусах алозимів, були першими масово застосованими маркерами генотипування та залишаються потужним інструментарієм у вивченні різних аспектів біохімії та генетики грибів (Hamrick et al., 1986; Sharma et al., 1988; Huang et al., 1998; Lange, Schifino-Wittmann, 2000; Annesi et al., 2003; Boiko, 2018; Li et al., 2022). З розвитком ДНК технологій та збільшенням роздільної здатності сучасного обладнання

ARTICLE HISTORY. Submitted 21 January 2023. Revised 13 June 2023. Published 06 July 2023.

CITATION. Boiko S.M. 2023. An alternative application of some SSR DNA markers in experimental mycology. *Ukrainian Botanical Journal*, 80(3): 283–291. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.03.283>

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

ізоферментний аналіз поступився місцем різним модифікаціям ПЛР, які більш чутливі та пластичні у застосуванні. Молекулярні підходи, такі як AFLP (поліморфізм довжини ампліфікованого фрагмента), RAPD (поліморфізм випадкової ампліфікованої ДНК), ISSR (повтори між простими послідовностями ДНК), SSR (повтори простих послідовностей ДНК), SNP (поліморфізм одного нуклеотиду) та багато інших застосовують для розуміння структури популяцій грибів та їхнього генетичного різноманіття (Broders et al., 2011; Boiko, 2022; Lin et al., 2022; Liu et al., 2022; Singh et al., 2022). Але проблема полягає в тому, що для отримання дієвого результату та розробки відповідних генетичних маркерів майже завжди необхідна повна послідовність ДНК і, як мінімум, десятки зразків виду. Цей процес є складним, потребує чималих ресурсів, часу та кваліфікованого персоналу, що в підсумку формує "вузьке місце" у спробі реалізації наукових проєктів. Питання щодо застосування генетичних маркерів різних типів залишається відкритим, адже воно могло би значно зекономити час та здешевити дослідницький процес. Метод генетичного профілювання комерційно цінних об'єктів застосовується дуже часто як гарантія захисту інтелектуальних авторських прав. Несанкціоноване використання цінних організмів-продуцентів призводить до колосальних втрат та гальмування подальших розробок, тому пошук швидких і точних методів ідентифікації штаму/культури для гарантованого захисту прав правовласників є актуальним завданням (Foulongne-Oriol et al., 2011).

Саме тому метою нашої роботи було встановити придатність використання унікальних для гриба *S. commune* SSR ДНК маркерів для інших видів задля можливого їхнього застосування у вирішенні популяційно-генетичних питань експериментальної мікології.

Матеріали та методи

Об'єкти дослідження. Джерелом геномної ДНК були чисті культури грибів *Schizophyllum commune* Fr., *Irpex lacteus* (Fr.) Fr., *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm., *Pleurotus eryngii* (DC.) Quél., *Auricularia auricula-judae* (Bull.) Quél., *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Daedalea quercina* (L.) Pers. (*Agaricomycetes*). Загалом було залучено 12 штамів, а саме:

Sc (*S. commune*), П-11, П-21, П-22 (*I. lacteus*), P-19 (*P. ostreatus*), Pe-1 (*P. eryngii*), A-7, A-8, A-9 (*A. auricula-judae*), Tv-13 (*T. versicolor*), Gl-2 (*G. lucidum*), та Dq-1 (*D. quercina*), що зберігаються в Інституті еволюційної екології НАН України.

Культивування грибів. Дослідні культури вирощували протягом 10 діб за температури 28 °С на рідкому глюкозо-пептоному середовищі такого складу (г × л⁻¹): глюкоза — 10,0; пептон — 3,0; K₂HPO₄ — 0,4; MgSO₄ × 7H₂O — 0,5; ZnSO₄ × 7H₂O — 0,001; CaCl₂ — 0,05. Живильне середовище доводили до рН 5,0 та розливали по 25 мл у колби Ерленмейера ємністю 100 мл.

Виділення ДНК. Міцелій сепарували за допомогою вакуумної фільтрації. Виділення та очищення ДНК з міцелію або частини плодового тіла проводили за допомогою набору реагентів NeoPrep DNA (Неоген, Україна). Отримана ДНК зі свіжого біологічного матеріалу є високомолекулярною (до 40–50 тис. н.п.).

Проведення ПЛР. ПЛР проводили в об'ємі 50 мкл, що містив 25 мкл Thermo Scientific Dream Taq Green PCR Master Mix (ThermoFisher, США), 10 нг геномної ДНК, 0,2 мкМ кожного праймера. Ампліфікацію проводили у термоциклері SimpliAmp™ (ThermoFisher, США) за наступною програмою: первинна денатурація 3 хв за 95 °С, наступні 35 циклів денатурація 30 сек за 95 °С, гібридизація праймерів 30 сек за 56–59 °С, елонгація 1 хв за 72 °С (температуру гібридизації розраховували відповідно до рекомендації ThermoScientific DreamTaq GreenPCR Master Mix). Фінальна елонгація 5 хв за 72 °С. Розділення продуктів ампліфікації проводили в електрофоретичній камері з використанням 8% поліакриламідного гелю при 160 V протягом 60 хв у присутності 1% ТВЕ буферу. Гель-документування здійснювали за допомогою системи AlphaImager 2200 (Alpha Innotech, США). У роботі застосовано унікальний набір з 47 пар праймерів, що були розроблені для гриба *S. commune* (Boiko, 2022).

Обробка даних. Розміри фрагментів ДНК розраховували в програмному забезпеченні TotalLab TL 120 (Nonlinear Dynamics Ltd., Durham, USA) відповідно до стандартів довжини нуклеотидів, що були розділені разом із ампліконами. Для ієрархічної UPGMA кластеризації зразків використовували індекс подібності Дайса (також відомий як коефіцієнт Сьоренсена-Чекановського), який дозволяє аналізувати бінарні

Таблиця. 1. Утворення продуктів ПЛР з геномами різних видів грибів*
 Table. 1. Formation of PCR products with genomes of different species of fungi*

Штам	mk4	mk33	mk88	mk90	mk93	mk168	mk197	mk239	mk383	mk488	mk506	mk543	mk566	mk625	mk736	mk832	mk965	mk978	mk1084	mk1102	mk1262	mk1330	mk1423	mk1445	mk1475	mk1637	mk1692	
Dq-1	■			■	■																			■				
Gl-2	■			■	■															■					■			
A-8	■		■	■	■	■		■				■		■		■	■	■		■				■	■			
P-19	■	■		■	■	■	■	■				■		■		■				■	■		■	■	■			
Pe-1	■	■		■	■			■	■			■		■		■				■	■	■	■	■	■			
Il-11		■		■	■		■	■		■	■		■	■	■	■	■			■		■	■	■	■	■		■
Sc	■	■		■	■	■	■	■	■	■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Tv-13	■			■				■				■								■			■	■	■	■	■	

продукт ПЛР спостерігається
 продукт ПЛР відсутній

* Позначення для штамів тут і на рис. 1–6. *Schizophyllum commune*: Sc; *Irpex lacteus*: Il-11, Il-21, Il-22; *Pleurotus ostreatus*: P-19; *P. eryngii*: Pe-1; *Auricularia auricula-judae*: A-7, A-8, A-9; *Trametes versicolor*: Tv-13; *Ganoderma lucidum*: Gl-2; *Daedalea quercina*: Dq-1.

дані (відсутність/наявність). Аналіз головних компонентів (PCA) використовували для візуалізації ступеня відмінності досліджуваних видів грибів за різноманітністю наявних продуктів ПЛР (Jackson, 1993; Ilin, Raiko, 2010).

Результати та обговорення

Застосування набору із 47 пар, специфічних для *S. commune* праймерів ДНК до групи дослідних культур, дозволило встановити суттєве розмаїття у здатності утворювати продукти ПЛР. Була виокремлена група з двадцяти семи маркерних локусів, до яких можна було спостерігати чітке утворення ампліконів. У табл. 1 наведено дані щодо наявності продукту реакції до кожного з маркерів (без урахування їхньої кількості) для досліджених видів грибів. Чисельність ампліконів та їхня довжина відіграють значну роль при порівнянні зразків у межах виду.

Бачимо, що різні види грибів по різному реагують на застосований набір праймерів, що є свідченням їхньої генетичної розмежованості. Так, найменшу кількість ДНК маркерів (4 та 5), що утворювали амплікони, виявлено для культур Dq-1 *D. quercina* та Gl-2 *G. lucidum* відповідно, а найбільшу (за виключенням *S. commune*, до якого саме маркери розроблялися) кількість (18) культура Il-1 *I. lacteus*.

Метод PCA дозволив нам розташувати у просторі головних компонент досліджені культури. Встановлено суттєвий внесок першої (44,1%) та чималий другої (22,2%) компонент у диференціацію грибів на основі продуктів ПЛР (рис. 1). Саме за першою компонентою спостерігається подібність між грибами *I. lacteus* і *S. commune* та їхня принципова віддаленість від групи *D. quercina*, *G. lucidum*. За другою компонентою суттєво різнилась від *I. lacteus* група зразків *P. ostreatus*, *P. eryngii* та *A. auricula-judae*.

Застосувавши ієрархічну кластеризацію, вдалося виділити два чіткі кластери. Перший формується культурами Sc *S. commune*, Il-11 *I. lacteus*, P-19 *P. ostreatus*, Pe-1 *P. eryngii*, A-8 *A. auricula-judae*, Tv-13 *T. versicolor*, другий – Gl-2 *G. lucidum* та Dq-1 *D. quercina* (рис. 2). У першому кластері спостерігаємо відокремлення культур Sc *S. commune* та Il-11 *I. lacteus*.

Слід зауважити, що амплікони, синтезовані до деяких генетичних локусів, для різних видів грибів мали однакову довжину (рис. 3, вказано стрілками), що може свідчити про їхню ідентичність та консервативність певних ділянок ДНК, принаймні в межах *Agaricomycetes*.

До таких маркерів належать mk4_Ru_X21_S81, mk90_Ru_X21_S81, mk93_USA14-25S64 та mk1445_USA_14-25S64, які у геномі гриба

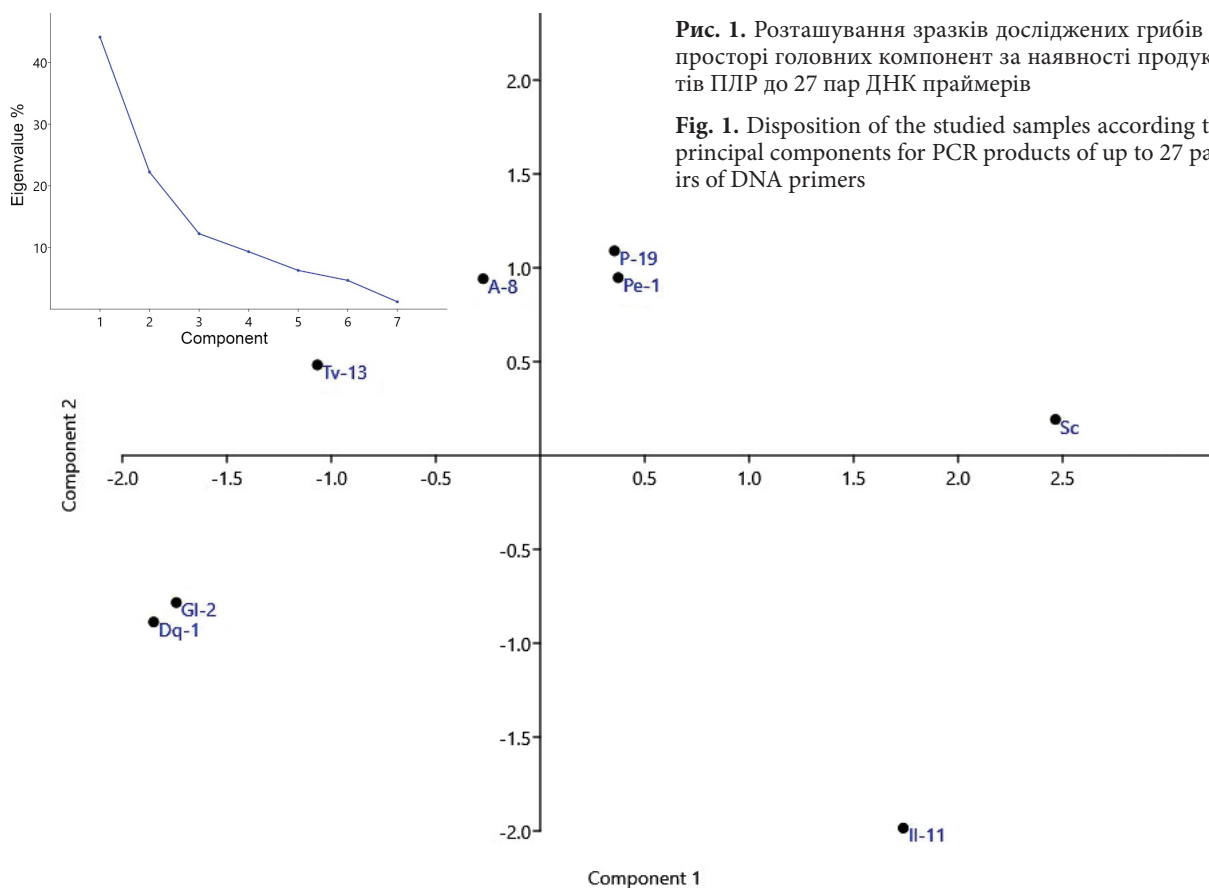


Рис. 1. Розташування зразків досліджених грибів у просторі головних компонент за наявності продуктів ПЛР до 27 пар ДНК праймерів

Fig. 1. Disposition of the studied samples according to principal components for PCR products of up to 27 pairs of DNA primers

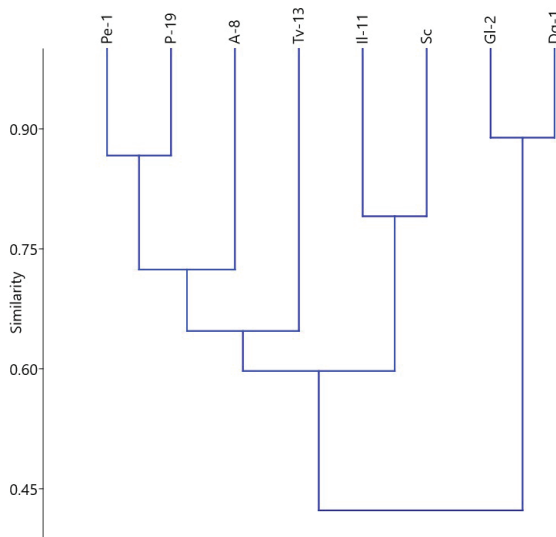


Рис. 2. Ієрархічна UPGMA кластеризація зразків досліджених грибів за наявності ампліконів

Fig. 2. Hierarchical UPGMA clustering of the studied samples in the presence of amplicons

S. commune кодують мікросателіти $(GA)_8$, $(CT)_5$, $(CTC)_5$ та $(CTC)_5$, відповідно.

Таким чином, застосований набір ДНК маркерів, розроблений для розмежування штамів у межах *S. commune*, показав свою придатність для розмежування культур грибів різних видів.

Залишається відкритим питання про ефективність використаних маркерів з метою розрізнення між собою зразків у межах одного виду. Для цього було розширено досліджені групи штамів у межах видів *A. auricula-judae* (A-7, A-8, A-9) та *I. lacteus* (Il-11, Il-21, Il-22). Застосовували лише ті ДНК маркери, що утворювали продукти ПЛР (табл. 1) та дозволяли фіксувати на електрофореграмах чіткі амплікони. На рис. 4 наведено приклади синтезованих ампліконів до локусів геному культур *A. auricula-judae*. Як і для зразків виду *I. lacteus* (рис. 5), основна частка гетерогенних ампліконів припадає на діапазон до 500 н.п. (позначені стрілками), що добре відбивається на їхній роздільній здатності та полегшує подальший аналіз даних.

Рис. 3. Продукти ПЛР ДНК маркерів mk4_Ru_X21_S81 та mk93_USA14-25S64 до геномів досліджених грибів

Fig. 3. PCR products of DNA markers mk4_Ru_X21_S81 and mk93_USA14-25S64 to genomes of the studied fungi

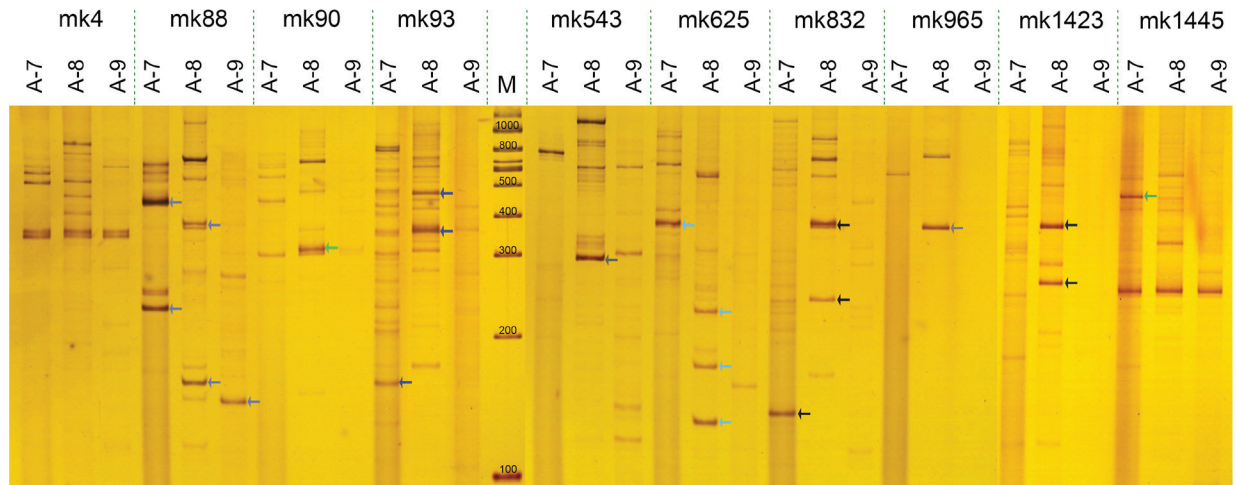
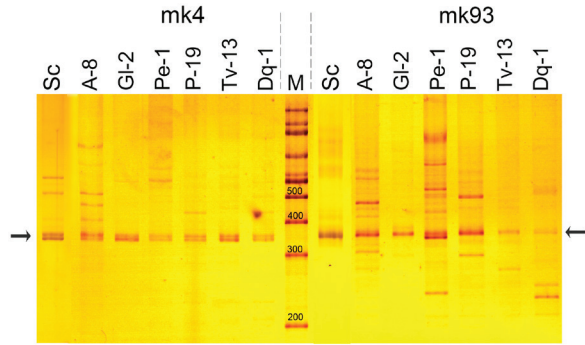


Рис. 4. Амплікони, утворені в результаті ПЛР з ДНК культур гриба *Auricularia auricula-judae* (стрілками позначено гетерогенні амплікони)

Fig. 4. Amplicons formed as a result of PCR of DNA of the strains of *Auricularia auricula-judae* (heterogeneous amplicons are indicated by arrows)

Загалом для *A. auricula-judae* було відзначено 11 генетичних локусів, що синтезували амплікони різної довжини (mk4_Ru_X21_S81, mk88_Ru_X21_S81, mk90_Ru_X21_S81, mk168_USA14-25S64, mk543_USA14-25S64, mk625_Ru_X21_S81, mk832_USA14-25S64, mk965_USA14-25S64, mk978_Ru_X21_S81, mk1423_USA14-25S64, mk1445_USA14-25S64). Для *I. lacteus* така кількість маркерів становила 16 (mk39_USA14-25S64, mk90_Ru_X21_S81, mk93_USA14-25S64, mk197_USA14-25S64, mk239_USA14-25S64, mk488_USA14-25S64, mk506_USA14-25S64, mk566_Ru_X21_S81, mk625_Ru_X21_S81, mk736_USA14-25S64, mk965_USA14-25S64, mk1084_Ru_X21_S81, mk1262_USA14-25S64, mk1330_USA14-25S64, mk1475_Ru_X21_S81, mk1692_USA14-25S64). Лише три ДНК

маркери були загальними для обох видів грибів (mk90_Ru_X21_S81, mk625_Ru_X21_S81, mk965_USA14-25S64), що в черговий раз вказує на їхню філогенетичну розмежованість.

Враховуючи отриману інформацію, було проведено генетичне профілювання активного продуцента целюлаз штаму *I. lacteus* П-11, який є біотехнологічно цінним об'єктом (Voiko, 2021; Voiko et al., 2023). Для цього використовували набір ДНК праймерів, які утворювали амплікони з геномною ДНК (табл. 1). Утворені амплікони мали довжину переважно від 118 до 462 н.п. (рис. 6).

До уваги брали тільки чіткі амплікони з високою концентрацією. Десять маркерів були мноморфними та шість утворювали по два амплікони. Характеристики праймерів та розмір

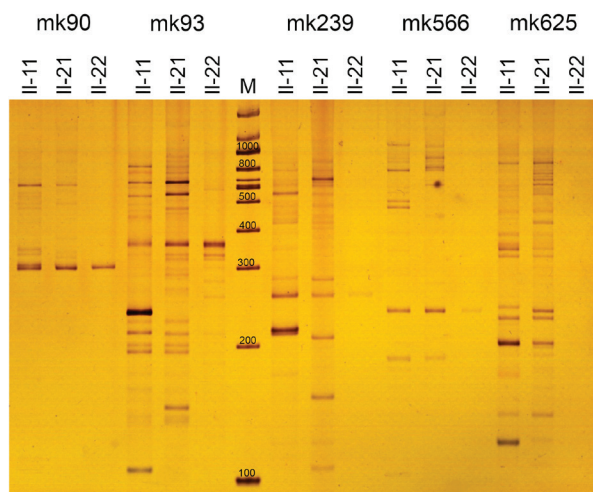


Рис. 5. Амплікони, утворені в результаті ПЛР з ДНК культур гриба *Irpex lacteus* (стрілками позначено гетерогенні амплікони)

Fig. 5. Amplicons formed as a result of PCR of DNA of the strains of *Irpex lacteus* (heterogeneous amplicons are indicated by arrows)

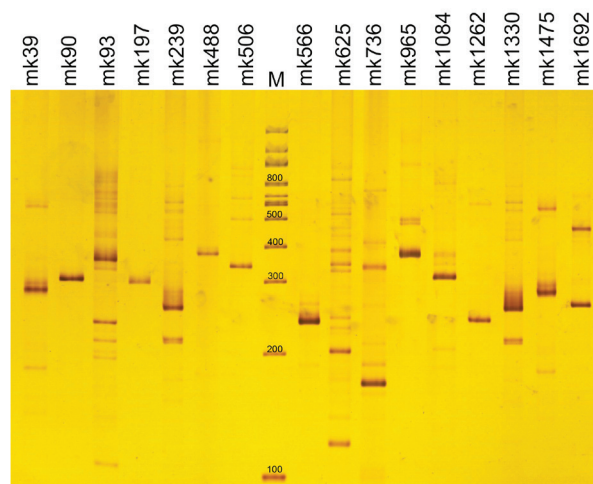


Рис. 6. Генетичне профілювання активного продуцента целюлази штаму Il-11 *Irpex lacteus*

Fig. 6. Genetic profiling of the cellulase-producing strain Il-11 of *Irpex lacteus*

синтезованих ампліконів представлені у табл. 2. Загалом для геному Il-11 *I. lacteus* вдалось виявити 22 ділянки ДНК, до яких було синтезовано відповідні амплікони, що є чіткими маркерними ознаками штаму. Отримані результати дозволили забезпечити ефективну ідентифікацію штаму

Il-11 *I. lacteus*, що є складовою паспорту біотехнологічно цінного об'єкту.

Незважаючи на те, що за основу дослідження було взято SSRs ДНК маркери для *S. commune*, отримані дані цілком підтверджують спроможність їхнього використання для інших видів. Звісно, стосовно зразків інших видів не може йти мова про їхню приналежність до мікросателітної ДНК. Можливо, більш доречно віднести їх до типу RAPD маркерів, але із суттєвими застереженнями. Адже класичний RAPD аналіз використовує короткі праймери, що складаються з випадкових послідовностей, зазвичай розміром 8–10 нуклеотидів (Williams et al., 1990; Welsh, McClelland, 1990), в результаті чого синтезується суміш складних патернів, що ускладнює їхню інтерпретацію та створює проблеми під час оцінки електрофоретичних зображень. Відмічаються суттєві труднощі з повторюванням результатів дослідів різними лабораторіями. Однак незважаючи на великі проблеми цього методу ПЛР, його продовжують широко застосовувати як для генетичної ідентифікації зразків (Wyss, 1996; Stefańska et al., 2022; Valencia-Ledezma et al., 2022), так і в популяційних дослідженнях (Czyżewska et al., 2018; García-Béjar et al., 2021; Wojciechowska-Koszko et al., 2022).

У нашому варіанті ПЛР залишаються всі позитивні сторони SSR маркерів та відсутні недоліки RAPD методу, а саме, застосовуються пари праймерів з довжиною 20 н.п. кожний, що в разі підвищує їхню специфічність та значно зменшує кількість утворених ампліконів. Крім того, не виникає жодних проблем з повторюваністю дослідів та набагато полегшується аналіз отриманих патернів. Єдине відкрите питання, як і у RAPD, — це розташування ампліфікованої послідовності у геномі певного виду гриба, але воно не є критичним у питаннях популяційного рівня. За потреби це вирішується повним секвенуванням геному необхідного зразка. Для вирішення популяційно-генетичних проблем виду необхідно у середньому п'ять ДНК маркерів для ідентифікації 50% генотипів, 14 маркерів для ідентифікації 90% генотипів і 25 маркерів для ідентифікації 99% генотипів (Fu et al., 2014). Враховуючи це, запропоновані набори генетичних маркерів лише частково задовольняють таким вимогам і потребують подальшого їхнього розширення для кожного виду. В той же час, в

Таблиця 2. Послідовності ПЛР-праймерів до унікальних локусів геному *Irpex lacteus* II-11 та розмір синтезованих ампліконівTable 2. Sequences of PCR primers to unique loci of II-11 *Irpex lacteus* genome and length of the synthesized amplicons

№	ID маркера	Послідовність лівого праймера	Послідовність правого праймера	Орієнтовний розмір ампліконів
1	mk39gen_USA_14-25_S64	TATAGCTGGTGCACGGACTG	CGAGATTGATAAGGGGCAAA	289
2	mk90spRU_Rus_X-21_S81	TCGTCCCCGACTATCATCTC	TAGGCCTGTTGTACGGCTTC	312
3	mk93spUS_USA_14-25_S64	CCTGACCACTCCATCATCCT	GAGACAGTTCGGCCGTCTAC	231
4	mk197spec_USA_14-25_S64	CATGTCTACCATGCCTGTGC	CGCATTCAGACTATCCGTCA	362
5	mk239spUS_USA_14-25_S64	CACAAGGACCAGGGCTACAT	GTTCACTGACTCGCCCTCTT	309
6	mk488gen_USA_14-25_S64	CTTCCTCTCCGTGATCGACT	CAAAACAGTCATCGGACACC	208
7	mk506spUS_USA_14-25_S64	GAGAACCACCGGAAGGTGT	TTCACTGACTCGCCCTCTTC	253
8	mk566spRU_Rus_X-21_S81	CTCCGCACCATAGGAGTGTT	ACCGACGAGGAGATAGAGCA	376
9	mk625spRU_Rus_X-21_S81	CGCAATAGCTCACCTTCCTC	GCGCAGGTCGTAGTAGAAGC	347
10	mk736spUS_USA_14-25_S64	CGCGCTACATCGTCTACACC	ATCCTCCTGCACCTGCTCT	233
11	mk965spUS_USA_14-25_S64	CGTCTCCCAGAACTTTGAGC	TCATGTCCAACAAGGCCATA	118
12	mk1084spRU_Rus_X-21_S81	TGGACACATGTAGGCGTTGT	AAGCCACCTATGCGAGAAGA	194
13	mk1262gen_USA_14-25_S64	TTTCCCACGCTAATCCTCAC	ATACCCATGCGAATTCTTGG	156
14	mk1330spUS_USA_14-25_S64	GTTCACTGACTCGCCCTCTT	CACAAGGACCAGGGCTACAT	348
15	mk1475gen_Rus_X-21_S81	CGAGATTGATAAGGGGCAAA	TATAGCTGGTGCACGGACTG	376
16	mk1692gen_USA_14-25_S64	CGATACAATGCACACCCAAC	AGCGCTCTATCGCAAGGTTA	320
				236
				208
				255
				287
				262
				462

питаннях застосування технології фінгерпринту ДНК для цінних мікологічних зразків вони цілком достатні для видів *S. commune*, *I. lacteus* та *A. auricula-judae*. З огляду на отримані результати є перспектива їхнього застосування і до представників роду *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm.

Висновки

Отже, за результатами роботи доведено придатність використання генетичних маркерів, розроблених для *S. commune*, з метою розмежування культур грибів різних видів. Для *A. auricula-judae* визначено 11, а для *I. lacteus* — 16 ДНК локусів, до яких в результаті ПЛР утворюються чіткі амплікони різної довжини. Створені

набори генетичних маркерів частково відповідають вимогам до вирішення популяційно-генетичних питань і потребують подальшого розширення їхньої чисельності. Для активного продуцента целюлаз штаму *Irpex lacteus* II-11 було проведено генетичне профілювання, яке дозволило синтезувати 22 унікальні амплікони.

Дотримання етичних норм

Автор повідомляє про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

С.М. Бойко:  <https://orcid.org/0000-0001-5321-6313>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Annesi T., Coppola R., Motta E. 2003. Isozyme analysis on some wood decay fungi. *Journal of Plant Pathology*, 85(2): 87–90.
- Anusha N.C., Umikalsom M.S., Ling T.C., Ariff A.B. 2012. Relationship between fungal growth morphologies and ability to secrete lipase in solid state fermentation. *Asian Journal of Biotechnology*, 4: 15–29. <https://doi.org/10.3923/ajb-kr.2012.15.29>
- Boiko S.M. 2018. Pool of endoglucanase genes in *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. (*Basidiomycetes*) on the territory of Ukraine. *Acta Biologica Szegediensis*, 62(1): 53–59. <https://doi.org/10.14232/abs.2018.1.53-59>
- Boiko S. 2021. Optimization of the catalytic process and increase of the *Irpex lacteus* cellulases yield for saccharification. *Bioresource Technology Reports*, 15: 100780. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2021.100780>
- Boiko S.M. 2022. Identification of novel SSR markers for predicting the geographic origin of fungus *Schizophyllum commune* Fr. *Fungal Biology*, 126(11–12): 764–774. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2022.09.005>
- Boiko S., Netsvetov M., Radchenko V. 2023. Cellulose biosaccharification by *Irpex lacteus* wood decay fungus. *Maderas-Ciencia y Tecnologia*, 25: 1–20. <https://revistas.ubiobio.cl/index.php/MCT/article/view/5912>
- Broders K.D., Woeste K.E., San Miguel P.J., Westerman R.P., Boland G.J. 2011. Discovery of single-nucleotide polymorphisms (SNPs) in the uncharacterized genome of the ascomycete *Ophiognomonia clavignenti-juglandacearum* from 454 sequence data. *Molecular Ecology Resources*, 11(4): 693–702. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.02998.x>
- Czyżewska U., Bartoszewicz M., Siemieniuk M., Tylicki A. 2018. Genetic relationships and population structure of *Malassezia pachydermatis* strains isolated from dogs with otitis externa and healthy dogs. *Mycologia*, 110(4): 666–676. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1495981>
- Foulongne-Oriol M., Rodier A., Caumont P., Spataro C., Savoie J.M. 2011. *Agaricus bisporus* cultivars: Hidden diversity beyond apparent uniformity? In: *Proceedings of the 7th International Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products*. Vol. 2. Arcachon, France: INRA, pp. 9–16. Available at: <https://hal.inrae.fr/hal-02748163>
- Fu N., Wang P.Y., Liu X.D., Shen H.L. 2014. Use of EST-SSR markers for evaluating genetic diversity and fingerprinting celery (*Apium graveolens* L.) cultivars. *Molecules (Basel, Switzerland)*, 19(2): 1939–1955. <https://doi.org/10.3390/molecules19021939>
- García-Béjar B., Árevalo-Villena M., Briones A. 2021. Characterization of yeast population from unstudied natural sources in La Mancha region. *Journal of Applied Microbiology*, 130(3): 650–664. <https://doi.org/10.1111/jam.14795>
- Hamrick J.L., Lichtwardt R.W., Lan C. 1986. Levels of isozyme variation within and among *Histoplasma capsulatum* localities. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 89(1–2): 49–56.
- He Y., Chen J., Tang C., Deng Q., Guo L., Cheng Y., Li Z., Wang T., Xu J., Gao C. 2022. Genetic diversity and population structure of *Fusarium commune* causing strawberry root rot in southcentral China. *Genes*, 13(5): 899. <https://doi.org/10.3390/genes13050899>
- Huang H., Dane F., Kubisiak T. 1998. Allozyme and RAPD analysis of the genetic diversity and geographic variation in wild populations of the American chestnut (*Fagaceae*). *American Journal of Botany*, 85(7): 1013.
- Ilin A., Raiko T. 2010. Practical approaches to Principal Component Analysis in the presence of missing values. *Journal of Machine Learning Research*, 11: 1957–2000.
- Jackson D.A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74(8): 2204–2214. <https://doi.org/10.2307/1939574>
- Johannesson H., Stenlid J. 2003. Molecular markers reveal genetic isolation and phylogeography of the S and F intersterility groups of the wood-decay fungus *Heterobasidion annosum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29(1): 94–101. [https://doi.org/10.1016/s1055-7903\(03\)00087-3](https://doi.org/10.1016/s1055-7903(03)00087-3)
- Klaassen C.H.W., Osharov N. 2007. Aspergillus strain typing in the genomics era. *Studies in Mycology*, 59: 47–51. <https://doi.org/10.3114/sim.2007.59.06>
- Lange O., Schifino-Wittmann M.T. 2000. Isozyme variation in wild and cultivated species of the genus *Trifolium* L. (*Leguminosae*). *Annals of Botany*, 86(2): 339–345. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1190>
- Li G., Wang Y., Zhu P., Zhao G., Liu C., Zhao H. 2022. Functional characterization of laccase isozyme (PoLcc1) from the edible mushroom *Pleurotus ostreatus* involved in lignin degradation in cotton straw. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(21): 13545. <https://doi.org/10.3390/ijms232113545>
- Lin P., Yan Z.F., Kook M., Li C.T., Yi T.H. 2022. Genetic and chemical diversity of edible mushroom *Pleurotus* species. *BioMed Research International*, Article ID 6068185. <https://doi.org/10.1155/2022/6068185>
- Liu J.H., Ding F.H., Song H.Y., Chen M.H., Hu D.M. 2022. Analysis of genetic diversity among Chinese *Cyclocybe chaxingu* strains using ISSR and SRAP markers. *PeerJ*, 10: e14037. <https://doi.org/10.7717/peerj.14037>
- Sharma S., Sandhu D.K., Bagga P.S. 1988. Isozyme polymorphism of beta-glucosidase in *Aspergillus nidulans*. *Biochemical Genetics*, 26(5–6): 331–342.
- Singh K.N., Rawat S., Kumar K., Agarwal S.K., Goel S., Jagannath A., Agarwal M. 2022. Identification of significant marker-trait associations for *Fusarium* wilt resistance in a genetically diverse core collection of safflower using AFLP and SSR markers. *Journal of Applied Genetics*, 63(3): 447–462. <https://doi.org/10.1007/s13353-022-00694-z>

- Stefańska I., Kwiecień E., Górczyńska M., Sałamaszyńska-Guz A., Rzewuska M. 2022. RAPD-PCR-based fingerprinting method as a tool for epidemiological analysis of *Trueperella pyogenes* infections. *Pathogens (Basel, Switzerland)*, 11(5): 562. <https://doi.org/10.3390/pathogens11050562>
- Tra Bi C.Y., Amoikon T.L.S., Kouakou C.A., Noemie J., Lucas M., Grondin C., Legras J.L., N'guessan F.K., Djeni T.N., Djè M.K., Casaregola S. 2019. Genetic diversity and population structure of *Saccharomyces cerevisiae* strains isolated from traditional alcoholic beverages of Côte d'Ivoire. *International Journal of Food Microbiology*, 297: 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2019.03.001>
- Urbanelli S., Della Rosa V., Fanelli C., Fabbri A.A., Reverberi M. 2003. Genetic diversity and population structure of the Italian fungi belonging to the taxa *Pleurotus eryngii* (DC.:Fr.) Quèl and *P. ferulae* (DC.:Fr.) Quèl. *Heredity*, 90(3): 253–259. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800239>
- Valencia-Ledezma O.E., Castro-Fuentes C.A., Duarte-Escalante E., Frías-De-León M.G., Reyes-Montes M.D.R. 2022. Selection of polymorphic patterns obtained by RAPD-PCR through qualitative and quantitative analyses to differentiate *Aspergillus fumigatus*. *Journal of Fungi (Basel, Switzerland)*, 8(3): 296. <https://doi.org/10.3390/jof8030296>
- Vilgalys R., Sun B.L. 1994. Ancient and recent patterns of geographic speciation in the oyster mushroom *Pleurotus* revealed by phylogenetic analysis of ribosomal DNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(10): 4599–4603. <https://doi.org/10.1073/pnas.91.10.4599>
- Welsh J., McClelland M. 1990. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research*, 18(24): 7213–7218. <https://doi.org/10.1093/nar/18.24.7213>
- Williams J.G., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A., Tingey S.V. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*, 18(22): 6531–6535. <https://doi.org/10.1093/nar/18.22.6531>
- Wojciechowska-Koszko I., Kwiatkowski P., Roszkowska P., Krasnodębska-Szponder B., Sławiński M., Gabrych A., Giedrys-Kalemba S., Dołęgowska B., Kowalczyk E., Sienkiewicz M. 2022. Genetic diversity of *Candida* spp. isolates colonizing twins and their family members. *Pathogens (Basel, Switzerland)*, 11(12): 1532. <https://doi.org/10.3390/pathogens11121532>
- Wyss P. 1996. The use of RAPD for isolate identification of arbuscular mycorrhizal fungi. *Methods in Molecular Biology (Clifton, N.J.)*, 50: 199–207. <https://doi.org/10.1385/0-89603-323-6:199>
- Znidarsic P., Pavko A. 2001. The morphology of filamentous fungi in submerged cultivations as a bioprocess parameter. *Food Technology and Biotechnology*, 39(3): 237–252.

An alternative application of some SSR DNA markers in experimental mycology

S.M. BOIKO

Institute for Evolutionary Ecology National Academy of Sciences of Ukraine,
37 Lebedeva Str., Kyiv 03143, Ukraine

Abstract. The expediency of using unique SSR DNA-markers of *Schizophyllum commune* for population genetic assays in various fungal species has been demonstrated. In *Auricularia auricula-judae* and *Irpex lacteus*, we observed formation of heterogeneous amplicons mostly up to 500 bp in length that ensured their high resolution and facilitated data analysis. The established sets of molecular markers are efficient for DNA-fingerprinting of *S. commune*, *I. lacteus*, and *A. auricula-judae*, as well as are prospective for species of the genus *Pleurotus*, but need to be further enlarged.

Keywords: amplicons heterogeneity, DNA markers, genetic profiling, genomic DNA, primers, *Schizophyllum commune*



Чверть століття на гербарній варті.

До 90-річчя з дня народження Таїсії Яківни М'якушко (Омельчук)

Serving the Herbarium for a quarter of century.

The 90th Anniversary of Taisiya Y. Myakushko (Omelchuk)



За понад 100 років функціонування Національного гербарію України (KW) — Гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, на варті колекції змінилося сім кураторів. Таїсія Яківна М'якушко (Омельчук) була першою з плеяди жінок, яка заступила на це почесне місце. Саме за час її роботи колекція KW отримала свій впізнаваний інтер'єр, структуру фондів, було накопичено тисячі новітніх матеріалів з різних куточків світу, визначено основні напрями роботи, які підтримуються й дотепер. Таїсія Яківна Омельчук (за чоловіком М'якушко) народилась 23 травня 1933 р. в м. Черкаси в родині вчителів. У 1935 р. не стало батька Якова Панфіловича. Відтоді весь тягар життєвих проблем ліг на плечі матері Віри Іванівни Зебницької, яка на той час викладала біологію у старших класах школи. Мирне життя обірвала Друга світова війна, через яку родина вимушена була покинути рідну Черкащину та евакуюватись до м. Кустанай (нині м. Костанай, Казахстан). Після звільнення України

від німецько-фашистських загарбників у 1944 р. родина змогла повернутися до м. Києва. Тут Таїсія Яківна в 1951 р. закінчила середню школу із золотою медаллю. Того ж року вона поступила до Київського державного університету (нині Київський національний університет імені Тараса Шевченка) на біолого-грунтознавчий факультет, який закінчила в 1956 р. з відзнакою.

Як молодого спеціаліста біолога-ботаніка, її направили на роботу до Управління зеленої зони м. Києва. Але вже 1 листопада того ж року Таїсія Яківна перейшла на посаду старшої лаборантки Відділу вищих рослин Інституту ботаніки АН УРСР (нині Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України), з яким пов'язала своє життя на довгі роки аж до виходу на заслужений відпочинок.

На той час завідувачем відділу вищих рослин був відомий український ботанік, доктор біологічних наук, професор М.І. Котов, який крім іншого підготував плеяду знаних вітчизняних флористів і систематиків. Саме до цієї плеяди долучилась і Т.Я. Омельчук, вступивши в 1958 р. до аспірантури Інституту. Під керівництвом М.І. Котова вона підготувала дисертаційну роботу на тему "Рід Цибуля (*Allium* L.) у флорі України", яку успішно захистила в 1963 р. Після захисту як молодший науковий співробітник Т.Я. активно розпочала наукову роботу у відділі, де її творчі інтереси зосередились на дослідженні флори України, лікарських рослин та гербарній справі.

За час наукової праці Таїсія Яківна брала участь у виконанні низки тем відділу, зокрема брала участь у підготовці «Доповнення до I–III тт. "Флори УРСР"», для якого опрацювала родину *Equisetaceae* та роди *Allium* та *Nectaroscordum*

Lindl. (нині *Allium* subg. *Nectaroscordum* (Lindl.) Asch. & Graebn., *Amaryllidaceae* s. l. або *Alliaceae* s. str.). Для "Визначника рослин Українських Карпат" (1977) нею опрацьовано родини *Selaginellaceae*, *Equisetaceae*, *Rosaceae* (переважна більшість родів), *Crassulaceae*, *Labiatae* (*Lamiaceae*). Під час дослідження флори Карпат Таїсія Яківна вперше для України виявила види *Rubus discolor* Weihe & Nees та *R. candicans* Lasch. у Закарпатті. У той час як для "Визначника рослин України" (1965) нею опрацьовано лише рід *Allium*, то вже для "Определителя высших растений Украины" (1987) як досвідчений спеціаліст вона підготувала обробки родин *Agavaceae*, *Alliaceae*, *Asparagaceae*, *Crassulaceae*, *Liliaceae*, *Plantaginaceae*, *Rosaceae* (складні роди *Crataegus* L. та *Rubus* L.), а також таблиці для визначення родин у співавторстві з Д.М. Доброчаєвою. Коли у відділі розпочалася робота над "Хорологією флори України", перший (і, на жаль, останній) випуск якої вийшов друком у 1986 р., Таїсія Яківна активно приєдналася і до цієї теми, підготувавши карти поширення та відповідні супровідні тексти для видів родини *Crassulaceae*. Поза українськими проектами Таїсія Яківна Омельчук-М'якушко взяла участь у підготовці четвертого тому "Флоры Европейской части СССР" (1979), в якій опубліковано опрацювання нею родини *Alliaceae* Східної Європи (у межах колишнього СРСР). У своїх критико-таксономічних дослідженнях Таїсія Яківна стояла на позиції фітоєкологічної концепції М.В. Клокова, положеннями якої керувалась під час вивчення різних таксономічних груп та при описі нових видів.

Помітний внесок Таїсія Яківна зробила у вивчення лікарських рослин України. Так, вона однією з перших у своїх дослідженнях скористалась хемотаксономією для вивчення роду *Sthachys* L. флори України, що дало можливість не лише оцінити фармакологічні властивості видів роду, а й внести зміни у прийняту на той час систему роду за О.Е. Кноррінг. У 1976–1982 рр. Т.Я. М'якушко приділила значну увагу вивченню ресурсів лікарських рослин та їхній охороні в Україні. Зокрема, детальні дослідження з цього питання були проведені нею в Київській області. Це дало можливість вивчити поширення і запаси 86 видів лікарських рослин, сировина 43-х з яких на той час заготовлювалась. На основі отриманих даних Таїсія Яківна встановила причини скорочення площ заготівлі, а також розробила рекомендації щодо правил експлуатації



природних запасів та їхнього збереження. Підсумком багаторічних досліджень у цій царині став "Определитель лекарственных растений Украины" (у співавторстві з Т. Зінченко, 1982).

Не менш важливою для Таїсії Яківни Омельчук-М'якушко була праця на ниві гербарної справи. Ще з 1964 р. вона під керівництвом тодішнього куратора гербарію KW доктора біологічних наук А.І. Барбарича розпочала працювати завідувачкою обмінного фонду, налагоджуючи міжгербарний обмін. За майже сім років на цій посаді їй вдалося значно розширити коло колекцій, з якими велась співпраця, тим самим розпочати формувати окрему географічну колекцію KW "Флора світу". Так, завдяки наполегливій праці Таїсії Яківни до 1989 р. обмін вівся з понад 30 Гербаріями, серед них: В, САІ, КРА, КРАМ, КУМ, МО, PR, PRM, SING, SOM, TUR, WRSL та ін. (акроніми наведені за онлайновим зведенням *Index Herbariorum*: <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/>). З приходом у 1970 р. на посаду директора Інституту ботаніки академіка К.М. Ситника, акцент в роботі Гербарію KW було поставлено на проблемі його модернізації та подальшого розвитку. З цією метою було створено новий науково-технічний підрозділ при Відділі вищих рослин — Гербарну групу. Її головою і куратором на той час Центрально-республіканського гербарію (KW) призначили Т.Я. Омельчук-М'якушко, з переведенням її на посаду старшого наукового співробітника. В перші роки роботи (1971–1974) Таїсія Яківна особливу увагу приділила систематизації та упорядкуванню гербарних фондів, які, за

її словами, на той час являли переважно окремі авторські збірки або нерозібрані експедиційні матеріали. У 1973 р., коли були придбані для фондів спеціальні шафи угорського виробництва, гербарна група під керівництвом Таїсії Яківни провела колосальну роботу з переміщення і комплектації зразків за системою А. Енглера. Це дало можливість не лише систематизувати наявні матеріали, але й прискорити доступ до зразків і покращити умови їхнього збереження.

Важливою віхою в розвитку вітчизняної гербарної справи стало затвердження в 1975 р. поряд з іншими науково-дослідницькими темами Інституту ботаніки спеціальної гербарної теми "Інвентаризація і каталогізація типів нових таксонів, описаних М.С. Турчаниновим...", керівником якої стала Т.Я. Омельчук-М'якушко. Відтоді в Національному гербарії України (KW) започатковано вивчення історичних гербарних збірок, яке продовжується і дотепер. Вагомими результатами виконання цієї науково-дослідницької роботи стала оцінка кількісного складу колекції М.С. Турчанинова (оцінено у 150 тис. одиниць зберігання), її стану, а також виявлення 1553 типових зразків різних номенклатурно-типових категорій, на основі яких створено окрему гербарну збірку "Колекція типів гербарію М.С. Турчанинова" та картотеку до неї. Під час виконання цієї теми вперше у вітчизняній гербарній практиці був активно і послідовно впроваджений один з основоположних принципів ботанічної номенклатури — принцип типіфікації. Тож по суті, під керівництвом Таїсії Яківни вперше в Україні виконано тематику з гербарної таксономії, яка продовжилась і набула свого інтенсивного розвитку в Інституті ботаніки вже на зламі XX–XXI століть.

Впровадження комп'ютерних методів у роботу Інституту в 1980-х роках вимагало організації пошукової системи KW. Разом з тодішньою Лабораторією математичної ботаніки Т.Я. Омельчук-М'якушко розробила основу для гербарної інформаційно-пошукової системи, а разом із співробітниками Гербарію створила дві перші бази даних (БД) KW — БД колекції типів гербарію М.С. Турчанинова та БД лікарських рослин України. Сучасна діяльність Гербарію KW з дигіталізації та наукового опрацювання унікальних типових та історичних гербарних колекцій, звичайно ж, нині ґрунтується на незрівнянно кращих

можливостях комп'ютерної техніки та широкому доступі до глобальної мережі даних про біорізноманіття (про що у 1970–1980-х роках марно було навіть мріяти), проте слід пам'ятати, що перші кроки у цьому напрямку були зроблені у нашому Гербарії саме під керівництвом Таїсії Яківни.

За понад 30 років наукової діяльності Т.Я. Омельчук-М'якушко опублікувала близько 60 наукових праць, частина з яких стала знаковими колективними монографіями в історії української ботаніки. Нею описано нові для науки види *Allium albiflorum* Omelczuk, *A. auctum* Omelczuk, *A. pseudopulchellum* Omelczuk, *Sedum antiquum* Omelczuk & Zaver., зроблені нові номенклатурні комбінації *Jovibarba preissiana* (Domin) Omelczuk & Chopik та *Sedum ruprechtii* (Jalas) Omelczuk, а також встановлено понад 20 внутрішньородових таксонів у родах *Allium* та *Stachys* (*Lamiaceae*). За 25 років, відданих Національному гербарію України (KW) спочатку як завідувачки обмінного фонду (1964–1971), а по тому куратора (1971–1989), Таїсії Яківни разом із колегами вдалось збільшити основний фонд колекції до 1,5 млн одиниць зберігання, поліпшити умови та покращити комплектацію колекції судинних рослин, розширити систематичну структуру і географію фондів матеріалів за рахунок обміну, впровадити іновативні методи в гербарну роботу, поліпшити пошукову систему KW тощо.

Але не лише науковою роботою обмежувалась діяльність Таїсії Яківни. За час активної праці в стінах Інституту вона виконувала обов'язки завідувачки відділу вищих рослин (1978), вченого секретаря Спеціалізованої ради з присудження наукових ступенів при Інституті (1969–1972), вченого секретаря (1974–1980) та заступника голови (1980–1982) Секції охорони лікарських та рідкісних рослин при Товаристві охорони природи, голови каси взаємодопомоги МКПО Інституту (1970–1980-ті) та ін.

У 1989 р. Таїсія Яківна вирішила присвятити себе родині та пішла на заслужений відпочинок. У нинішньому 2023-у році вона відсвяткувала свій 90-річний ювілей. Віддаючи шану її плідній праці на благо Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного, його Національного гербарію України (KW) та ботанічної науки загалом, колеги щиро вітають ювілярку і зичать зустріти наступний поважний ювілей у здоров'ї та злагоді.

Н.М. ШИЯН



Світлій пам'яті Віктора Алімовича Онищенка
(25.05.1965 – 25.04.2023)

In memory of Viktor A. Onyshchenko
(25.05.1965 – 25.04.2023)



Несподівано у розквіті сил і творчих можливостей пішов з життя відомий науковець, доктор біологічних наук Віктор Алімович Онищенко, який своєю творчою працею і думками був нерозривно пов'язаний із геоботанікою та охороною природи в Україні.

Віктор Онищенко народився 25 травня 1965 року в м. Ратне Волинської обл. у родині вчителів, які працювали у навчальних медичних закладах Волині. У 1982 році Віктор успішно закінчив загальноосвітню школу №3 у м. Ковель Волинської області і після того протягом 1982–1989 рр. навчався на біологічному факультеті

Київського державного університету ім. Т.Г. Шевченка (нині Київський національний університет імені Тараса Шевченка). Він спеціалізувався за фахом як молекулярний біолог та отримав за дипломом кваліфікацію біолога і викладача. Навчаючись в університеті, Віктор зустрів свою долю — Інессу Скрипкіну, з якою одружився в 1990 р., після свого повернення зі служби в армії (1984–1986 рр.) та завершення навчання в університеті. Нині Інесса Яківна — відома українська дослідниця, яка завідує лабораторією біосинтезу нуклеїнових кислот в Інституті молекулярної біології і генетики

НАН України. Незважаючи на обрану ще на початку навчання експериментально-біологічну спеціалізацію, Віктор завжди безпосередньо цікавився живою природою, добре знав птахів і рослини, щиро ділився знаннями з друзями. Свою любов до природи Віктор передав і своїй доньці Катерині, ставши її першим науковим наставником.

З 1989 р. Віктор Алімович розпочав свою трудову діяльність з посади інженера в лабораторії молекулярної біології рослин (відділ клітинної біології та генної інженерії) Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного АН України, надзвичайно популярного та важливого наукового напрямку, започаткованого в Інституті академіками К.М. Ситником та Ю.Ю. Глебою.

Неочікуваний поворот долі в 1994 р. звів Віктора Алімовича з Тетяною Леонідівною Андрієнко, яка переконала його змінити напрям наукових досліджень, перекваліфікувавшись на ботаніка і фітосозолога. Саме в цих напрямках він досяг найвагоміших успіхів як дослідник. З травня 1994 р. він працював на посадах інженера та інженера 1-ї категорії тодішньої міжвідомчої лабораторії наукових основ заповідної справи, з листопада 1994 до 1998 рр. — на посаді провідного інженера. Займав посади молодшого наукового співробітника (1998–2001 рр.), наукового співробітника (2001–2004 рр.), старшого наукового співробітника цієї лабораторії (2004–2011 рр.), старшого наукового співробітника відділу систематики і флористики судинних рослин та лабораторії охорони фіторізноманіття (з 2011 р.). Протягом 2014–2022 рр. працював провідним науковим співробітником лабораторії охорони фіторізноманіття та рослинних ресурсів Інституту ботаніки, а в останній рік життя — її керівником.

З 1995 до 1999 рр. Віктор Алімович навчався в аспірантурі Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, яку успішно закінчив, захистивши кандидатську дисертацію на тему «Рослинність природного заповідника "Медобори"». Науковими здобутками цієї роботи є те, що було встановлено синтаксономічний склад рослинності заповідника за флористичною класифікацією; описано дві нові для науки асоціації лісової рослинності. Вченим обґрунтовано поняття созологічного пріоритету, яке означає той природний об'єкт або процес, охорона якого визнається основним завданням

на конкретній ділянці природно-заповідної території, і на охорону якого мають бути спрямовані першочергові регуляційні втручання. Під час написання дисертації Віктор Алімович створив нову комп'ютерну програму для роботи з геоботанічними описами, особливостями якої є можливість зберігати окремо декілька описів однієї ділянки, розвинена система фільтрів, яка дозволяє відбирати дані на основі комплексу ознак, зокрема, відбирати описи на основі їхнього видового складу.

У практичному відношенні Віктор Алімович розробив пропозиції щодо диференціації режиму природного заповідника "Медобори", в яких обґрунтовано припинення втручання на більшій частині території заповідника та проведення регуляційних заходів на окремих особливо цінних ділянках; ці пропозиції були схвалені та прийняті за основу природоохоронного режиму заповідника.

Віктору Алімовичу як особистості та вченому були властиві відповідальність, присипливість, порядність, виваженість у поглядах, безкомпромісність, бажання досягти істини у власних дослідженнях. Ці якості в ньому виховала, зокрема, і проф. Т.Л. Андрієнко, яка була науковим керівником його кандидатської та консультантом докторської дисертацій. Віктор Алімович став по суті "правою рукою" Тетяни Леонідівни в лабораторії наукових основ заповідної справи, тієї наукової одиниці, яка виконувала важливу роль у геоботанічних і созологічних дослідженнях в Україні. Вчений став прикладом для молодих аспірантів та співробітників лабораторії, часто саме до нього першого вони звертались за консультаціями.

Основним напрямом досліджень В.А. Онищенко була синтаксономія рослинності, яка за часів його навчання в аспірантурі стрімко розвивалась в Україні. Маючи здібності до точних наук та інформатики, в них він вбачав потужні перспективи досліджень. Щоб якнайкраще опанувати метод Ж. Браун-Бланке, проф. Т.Л. Андрієнко допомогла Віктору Алімовичу пройти стажування у відомого фітоценолога проф. Бориса Міркіна. Після успішного захисту та низки стажувань авторитет Віктора Алімовича як вченого значно зріс. Саме тоді він починає співпрацювати із зарубіжними фахівцями, зокрема з проф. Г. Діршке (Університет Георга-Августа, м. Гьотінген, Німеччина).

Наполеглива праця Віктора Алімовича в численних експедиціях, значний обсяг зібраного матеріалу та його ретельна обробка стали основою для написання наукових публікацій та його докторської дисертації під назвою "Ліси порядку *Fagetalia sylvaticae* Pawł. 1928 в Україні", яку він захистив у 2013 р. У ній була розроблена класифікаційна схема лісів порядку *Fagetalia sylvaticae* всієї території України, яка включає 24 нових для науки синтаксони; вперше для території України наведено 9 асоціацій; здійснена кількісна оцінка географічної та екологічної диференціації угруповань порядку *Fagetalia sylvaticae* по всьому його ареалу. Віктор Алімович розробив метод корекції даних про співвідношення кількості родин, родів і видів у флористичних списках, який дозволяє порівнювати різні за розміром списки. Результати такої роботи були використані в природоохоронній галузі, а саме: для створення перших в Україні "Важливих ботанічних територій", підготовки наукових обґрунтувань створення національних природних парків "Голосіївський", "Чивчино-Гринявські гори", "Цуманська пуща" і українсько-румунського біосферного резервату "Мармароські та Чивчино-Гринявські гори", для проектування Екологічної мережі України (зокрема Поліського та Дніпровського коридорів), підготовки обґрунтувань щодо створення об'єктів Смарагдової мережі на території України. Раніше основні положення дисертації В.А. Онищенко видав у вигляді окремої монографії англійською мовою (Onyshchenko V.A. Forests of order *Fagetalia sylvaticae* in Ukraine. Kyiv: Alterpress, 2009. 212 pp.), в якій узагальнив наявні дані та свої оригінальні дослідження з цього питання.

До кола наукових інтересів Віктора Алімовича належали дослідження лісової рослинності та біотопів (класифікація, поширення, охорона), створення і функціонування територій природно-заповідного фонду України, Смарагдової мережі, Важливих ботанічних територій. Під керівництвом Т.Л. Андрієнко він розробляв систему категорій природно-заповідного фонду України та питання її оптимізації. Останнім часом Віктор Алімович працював над важливою проблемою синантропізації рослинного покриву України, зокрема лісової рослинності, результатом чого стала низка важливих публікацій у співавторстві з європейськими вченими.



У Міжвідомчій лабораторії наукових основ заповідної справи Інституту ботаніки. Зліва направо: Раїса Яківна Арап, Віктор Алімович Онищенко, Тетяна Леонідівна Андрієнко, Віталій Петрович Коломійчук

Впродовж останніх 15 років В.А. Онищенко працював за сумісництвом провідним науковим співробітником у Національному природному парку "Голосіївський". За цей час він розробив низку природоохоронних заходів (наприклад, щодо охорони старовікових дерев парку), був ініціатором підготовки численних видань з інвентаризації флори судинних рослин і мохоподібних парку. Також він був виконавцем низки господарсько-договірних тем, присвячених створенню нових об'єктів ПЗФ у Полтавській, Кіровоградській, Сумській, Київській та інших областях України, розвивав міжнародний напрям досліджень під назвою "Важливі ботанічні території" (Important Plant Areas — IPA) в Україні.

В.А. Онищенко — автор і співавтор понад 150 наукових праць, зокрема 25 монографій, які мають велике наукове та практичне значення у царині охорони природи в Україні. Більшість публікацій Віктора Алімовича доступні на сайті спільноти ResearchGate (<https://www.researchgate.net/profile/Viktor-Onyshchenko>). Всі вони відзначаються оригінальністю підходів та розробок, а геоботанічні роботи, серед іншого, значною мірою базуються на потужній авторській геоботанічній інформаційній базі даних, отриманих В.А. Онищенко під час численних експедицій у різні регіони нашої країни та Європи. Окремо варто відмітити ефективну роботу Віктора Алімовича як наукового редактора та укладача колективних

монографій і зведень. Він активно спілкувався та листувався з багатьма співавторами; деяких інколи навіть доводилося вмовляти виділити час та ресурси на написання розділів. Проте, Віктор Алімович завжди успішно доводив монографічні зведення до видання. Особливо варто відзначити опубліковане за його редакцією двотомне зведення "Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України" (2012), при підготовці якого він як організатор та редактор зміг залучити широке коло дослідників з усіх куточків України. Останньою організованою та відредагрованою ним колективною монографією стало англомовне зведення "IUCN Red List categories of vascular plant species of the Ukrainian flora" (Kyiv, 2022. 198 pp.), в якому узагальнено відомості щодо охоронного статусу (за критеріями МСОП — Міжнародного союзу охорони природи) видів судинних рослин флори України.

Віктор Алімович був вдумливою людиною, широко освіченою особистістю. Він багато читав, подорожував, грав на музичних інструментах, був знавцем історії міста Києва, досконало володів мистецтвом фотографії. Неговіркий, зовні спокійний та стриманий у спілкуванні, він водночас завжди міг чітко та стисло висловити свої думки щодо тої чи іншої

наукової проблеми, емоційно дискутувати, переконливо обґрунтовувати свої ідеї. Доповіді та звіти Віктора Алімовича завжди відзначалися чіткістю формулювань. Неодноразово під час наукових дискусій на вченій раді Інституту або на різноманітних експертних засіданнях здавалося, що обговорення заходить у глухий кут через різні погляди та заплутаність аргументів дискутантів, але в такий момент просив слова Віктор Алімович і стисло окреслював можливі шляхи рішення, виділяючи серед них найоптимальніший. І часто саме його пропозиції приймалися науковим загалом, саме через їхню переконливість, стислість та логічність викладу. Без сумніву, Віктор Алімович був обдарованим, ерудованим та широко освіченим науковцем, який міг би ще багато зробити для науки України та Європи. Проте й того, що він вже зробив у науці, достатньо для того, аби його ім'я залишилося в історії ботаніки та охорони природи України.

Світла пам'ять про В.А. Онищенка залишиться в наших серцях, збережеться в його наукових працях, ідеї яких вже реалізовані у справі охорони природи низки об'єктів природно-заповідного фонду України.

В.П. КОЛОМІЙЧУК, О.І. ПРЯДКО,
С.М. ПАНЧЕНКО, С.Л. МОСЯКІН

