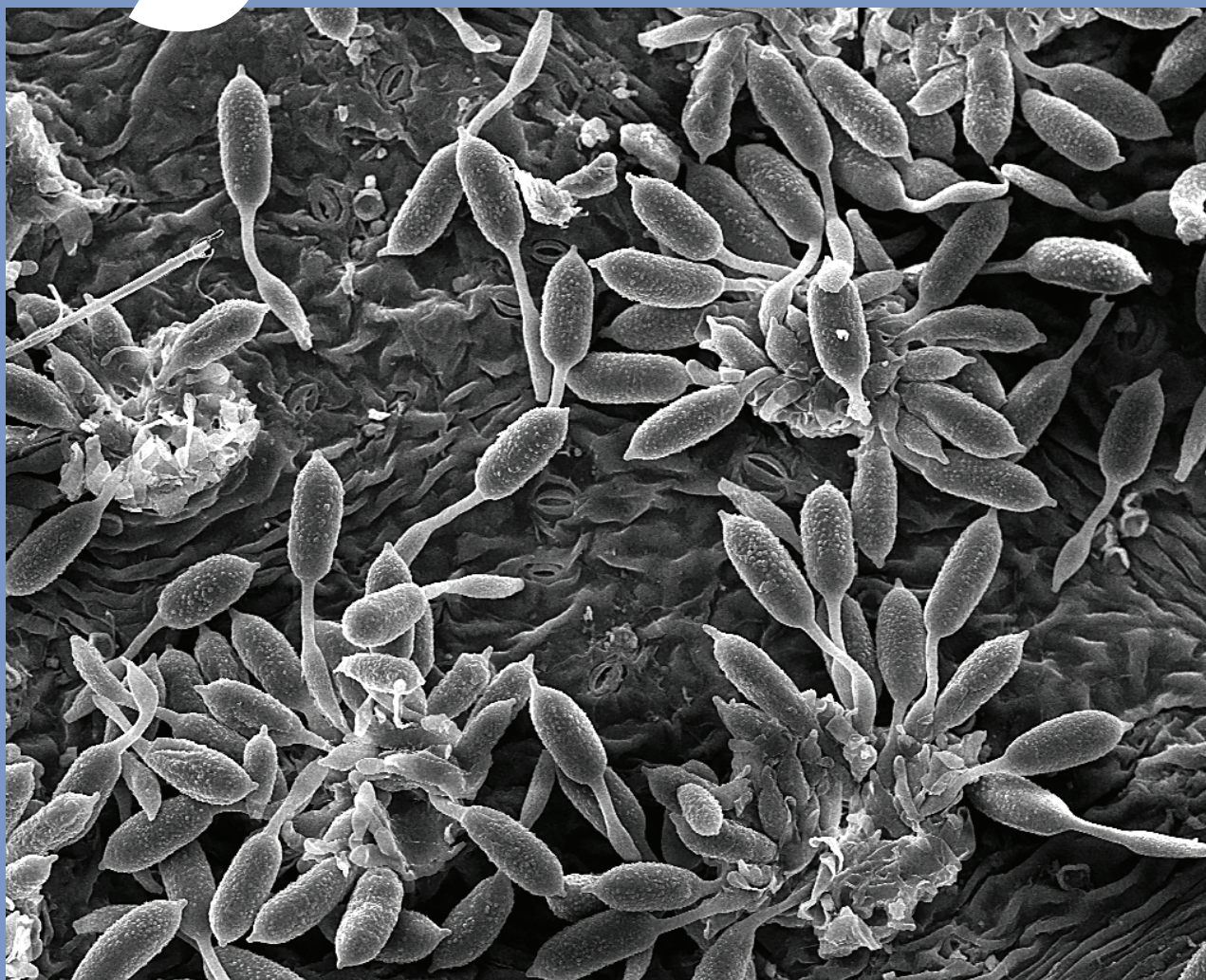




UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

A JOURNAL
FOR BOTANY & MYCOLOGY



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

Publication languages: English and Ukrainian

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief

Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors

Ganna V. BOIKO

Vera P. HAYOVA

Dirk C. ALBACH (Oldenburg, Germany)
Illya I. CHORNEY (Chernivtsi, Ukraine)
Peter J. de LANGE (Auckland, New Zealand)
Yakiv P. DIDUKH (Kyiv, Ukraine)
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)
Iryna V. KOSAKIVSKA (Kyiv, Ukraine)
Karol MARHOLD (Bratislava, Slovakia)
Eviatar NEVO (Haifa, Israel)
Peter RAVEN (St. Louis, USA)
Myroslav V. SHEVERA (Kyiv, Ukraine)
Natalia M. SHYIAN (Kyiv, Ukraine)
Maryna M. SUKHOMLYN (Kyiv, Ukraine)
Susumu TAKAMATSU (Tsu, Japan)
Filip VERLOOVE (Meise, Belgium)
Oxana M. VYNOGRADOVA (Kyiv, Ukraine)
Solomon P. WASSER (Haifa, Israel)
Olena K. ZOLOTAREVA (Kyiv, Ukraine)

Editorial Assistant

Mariya D. ALEINIKOVA

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

Статті друкуються англійською та українською мовами

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор

Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора

Ганна В. БОЙКО

Віра П. ГАЙОВА

Дірк К. АЛЬБАХ (Ольденбург, Німеччина)
Ілля І. ЧОРНЕЙ (Чернівці, Україна)
Пітер Дж. де ЛАНГЕ (Окленд, Нова Зеландія)
Яків П. ДІДУХ (Київ, Україна)
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)
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

Front cover: *Phragmidium mucronatum* (Pers.) Schltdl. on *Rosa* sp.: telia and teliospores (SEM) (see the article by Tykhonenko on pages 214–228 in this issue).

Photo by © Yuri Tykhonenko

На обкладинці: *Phragmidium mucronatum* (Pers.) Schltdl. на *Rosa* sp.: телії і теліоспори (СЕМ) (див. статтю Тихоненка на стор. 214–228 у цьому номері).

Фото © Юрій Тихоненко



CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

KOVALCHUK A. Notes on the taxonomy of the species complex *Symphytum tuberosum* (Boraginaceae) and on the interpretation of the name *S. microcalix* ... 189

FEDORONCHUK M.M. A critical overview of species of the genus *Poa* (Poaceae) in the flora of Ukraine 203

Fungi and Fungi-like Organisms

TYKHONENKO Yu.Ya. Species of the genus *Phragmidium* (Pucciniales) as parasites of roses (*Rosa*, Rosaceae) in Ukraine 214

Floristic Records

BRONSKOV O.I., BRONSKOVA O.M.
Tamarix laxa (Tamaricaceae), a new species in the flora of Ukraine 229

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

VEDENICHEVA N.P., SHCHERBATIUK M.M., KOSAKIVSKA I.V. Endogenous cytokinins in plants of *Secale cereale* (Poaceae) under the effects of soil drought 242

ЗМІСТ

Систематика, флористика, географія рослин

КОВАЛЬЧУК А. Нотатки щодо таксономії видового комплексу *Symphytum tuberosum* (Boraginaceae) та щодо інтерпретації назви *S. microcalix* 189

ФЕДОРОНЧУК М.М. Критичний огляд видів роду *Poa* (Poaceae) флори України 203

Гриби і грибоподібні організми

ТИХОНЕНКО Ю.Я. Види роду *Phragmidium* (Pucciniales) — паразити шипшин (*Rosa*, Rosaceae) в Україні 214

Флористичні знахідки

БРОНСКОВ О.І., БРОНСКОВА О.М.
Tamarix laxa (Tamaricaceae) — новий вид флори України 229

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

ВЕДЕНИЧОВА Н.П., ЩЕРБАТЮК М.М., КОСАКІВСЬКА І.В. Ендогенні цитокініни у рослин *Secale cereale* (Poaceae) за дії ґрунтової посухи 242

In Memoriam

In memory of Elizabeth Kordyum

(03.11.1932 — 27.04.2024) 251

Втрати науки

Світлій пам'яті Єлизавети Кордюм

(03.11.1932 — 27.04.2024) 251

ДО УВАГИ ПЕРЕДПЛАТНИКІВ!

Передплата *Українського ботанічного журналу* з 1 січня 2025 р. буде здійснюватися тільки через передплатне агентство "Укрінформнаука" (https://u-i-n.com.ua/ua/order_info/).

Для оформлення передплати необхідно заповнити бланк-замовлення (див. https://u-i-n.com.ua/ua/order_info/) і надіслати його на адресу агентства електронною поштою (innovation@nas.gov.ua).

Approved by the Academic Council of the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine
(Resolution No. 7 of 26 June 2024)

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>

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

Technical editor O.Ye. Bondarenko

Layout N.S. Reshetnykova

Submitted for printing on 05.03.2024. Format 84 × 108/16. Typeface. Minion Pro
Conventional printed sheets 7,14. Physical printed sheets 8,58. Circulation 124 copies. Order no. 7343

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/ukrbotj81.03.189>

RESEARCH ARTICLE

Notes on the taxonomy of the species complex *Symphytum tuberosum* (Boraginaceae) and on the interpretation of the name *S. microcalix*

Andriy KOVALCHUK 

Department of Forest Sciences, University of Helsinki,
PO box 27, 00014 Helsinki, Finland

Address for correspondence: andriy.kovalchuk@helsinki.fi

Abstract. The name *Symphytum microcalix* originally published by P.M. Opiz is currently interpreted in two different ways, namely as a synonym of *Symphytum officinale* or as a name of a taxon from the *S. tuberosum* aggregate. The application of the name is discussed based on the analysis of Opiz's protologue, with notes on the origin of the authentic material, and on the spelling of the name. It is concluded that Opiz's description was most likely based on an anomalous plant of *Symphytum bohemicum* and thus it is not applicable to any representatives of the *S. tuberosum* aggregate. Further nomenclatural and taxonomic issues within the *S. tuberosum* aggr. are discussed, with a special emphasis on the status of Ukrainian representatives of this species complex.

Keywords: comfrey, history of botany, nomenclature, Opiz, polyploidy

History of the name *Symphytum microcalix*

The name *Symphytum microcalix* Opiz (Boraginaceae) was first published by the Czech botanist Philipp (Filip) Maximilian Opiz in 1839 (Berchtold, Opiz, 1839). The taxonomic application of that name is currently interpreted in two different ways: it is either placed in the synonymy of *Symphytum officinale* L. (POWO, 2024) or, alternatively, is applied to a taxon from the *Symphytum tuberosum* aggregate occurring in the Podillya region and adjacent areas of Ukraine (Dobrochaeva,

1981; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Valdés, von Raab-Straube, 2011–onward). An attempt to resolve this controversy is made based on the analysis of Opiz's original description and other available information.

In his 1839 work, Opiz mentioned three species of *Symphytum* L. naturally occurring in Bohemia (nowadays part of the Czech Republic): *S. officinale*, *S. microcalix* and *S. tuberosum*. He provided detailed morphological descriptions of those species, together with notes on their phenology and ecology, and listed their known occurrences

ARTICLE HISTORY. Submitted 06 December 2023. Revised 31 January 2024. Published 29 June 2024

CITATION. Kovalchuk A. 2024. Notes on the taxonomy of the species complex *Symphytum tuberosum* (Boraginaceae) and on the interpretation of the name *S. microcalix*. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(3): 189–202. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.189>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2024

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2024

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

in Bohemia. He also provided an account of intraspecific variability within *S. officinale*. The species was divided into three unranked infraspecific entities (α *villosum* Opiz, β *hirsutum* Opiz and γ *hispidum* Opiz), with the former two subdivided further into lower-rank groups. Thus, Opiz was well aware of the considerable morphological variability of *S. officinale*, and his species concept was rather broadly defined. He placed *Symphytum bohemicum* F.W. Schmidt in the synonymy of *S. officinale* β *hirsutum* d. *flavescens* Opiz. Nevertheless, *S. microcalix* was recognized by Opiz as a species of its own, distinct from both *S. officinale* and *S. tuberosum*. Notably, the specific epithet has been spelled in the protologue as “*microcalix*”. That spelling was changed by later authors to “*microcalyx*”. In fact, words “calyx” and “calix” do coexist in Latin, the first one being mainly applied in descriptive morphology and the second one meaning “cup” or “chalice”. Indeed, there are several other plant names in current use having the word or stem element “calix” in their specific epithets, e.g. *Justicia nematocalix* Lindau, *Masdevallia calocalix* Luer and *Rosmarinus eriocalix* Jord. & Fourr. Thus, in my opinion, the spelling “*microcalix*” does not constitute an orthographic error and is thus not correctable to “*microcalyx*” (see Art. 60 of the ICN: Turland et al., 2018).

Symphytum microcalix received little attention by following authors, and there is only a limited number of publications where it was specifically mentioned. Čelakovský (1871) reduced it to the unranked infraspecific taxon (supposedly a variety) under *S. officinale*, namely *S. officinale* γ *stenophyllum* Čelak. The exclamation mark in Čelakovský’s work indicated that he had an opportunity to examine the original Opiz’s collection of *S. microcalix*. Few years later, Nyman (1881) treated Opiz’s taxon as a subvariety of *S. officinale*, whereas Beck von Mannagetta (1893) included it into *S. officinale* β *angustifolium*. Afterwards, Opiz’s name largely remained out of use, until it was applied by Dobrochaeva (1981) in a very different sense, namely to plants of the *S. tuberosum* aggregate occurring in the Podillya (earlier often Latinized as Podolia) region and adjacent areas of Ukraine. That view was largely followed by later Ukrainian authors, and the name *S. microcalix* (spelled as “*microcalyx*”) appeared in national and regional checklists (e.g., Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Kricsfalussy, Budnikov, 2007; Danylyk,

Volodymyrets, 2020) and was taken over, in the sense used by Dobrochaeva, into the *Euro+Med checklist* (Valdés, von Raab-Straube, 2011–onward). An attempt to resolve the existing controversy over the application of the name *S. microcalix* Opiz is presented below.

Tracing the original material of *Symphytum microcalix*

Doubtlessly, examination of the authentic material of *S. microcalix* Opiz (if extant and available) would help in unambiguously revealing its true identity. Thus, an attempt was made to trace any extant original material. In the protologue, Opiz cited a collection number (as “*Opiz!* herb. n. 6016”) and indicated a single locality as “Auf nassen Wiesen. Bei Pardubice (1807. *Opiz!*)”, i.e. on wet meadows near the town of Pardubice, Czech Republic. Thus, the geographic origin, collection date, and collection number of the original material of *S. microcalix* were clearly defined by the author in the protologue. This protologue of *S. microcalix* also includes the following reference: “*Symphytum officinale* (patens) Besser fl. galic. 1. p. 152. n. 206 ?”. However, since this citation was accompanied by a question mark, this material has not been definitely included by Opiz in his concept of this species and thus it cannot be considered as part of the original material of *S. microcalix*. According to Stafleu and Cowan (1981), most of Opiz’s collections are kept in three Czech herbaria, namely PR, PRC and PRM. Thus, requests about the existence of original specimens of *S. microcalix* Opiz have been sent to the curators of the mentioned herbaria. Additionally, a recent comprehensive revision of all *Symphytum* specimens collected in the Czech Republic and currently preserved in Czech herbaria (Kobřlová et al., 2016b; Kobřlová, 2017; Kobřlová, Hroneš, 2017) greatly assisted in the identification of possible original material. Among all the collections investigated in the course of this revision, there is just a single extant specimen (PR) that was collected by Opiz in Pardubice. Further information on that specimen and its digital image were kindly provided by Otakar Šída (PR), who was able to locate it in the PR collection. Even if the specimen in question (barcode PR 751948; Fig. 1) might have been collected by Opiz near Pardubice, it is unlikely to be part of the original material of *S. microcalix*. The label of this specimen in Opiz’s handwriting reads as follows (Fig. 2):



Fig. 1. Image of the herbarium specimen of *Symphytum officinale* from Opiz's herbarium preserved in the herbarium of the National Museum (Národní muzeum) in Prague (PR751948)

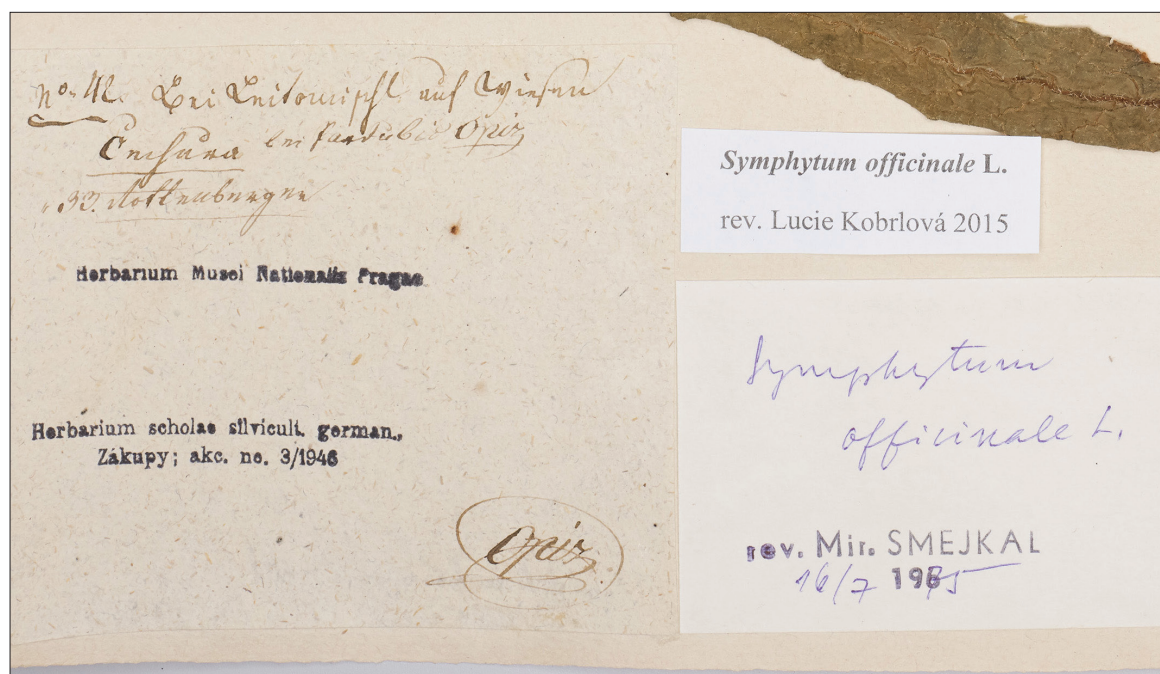


Fig. 2. Crop of Figure 1 showing labels attached to the herbarium specimen PR751948

no. 42. Bei Leitomischl auf Wiesen
Čechura Bei Pardubic. Opiz
„33 Rottenberger

According to Otakar Šída (personal communication), the label was originally a part of a herbarium cover (double sheet) that likely included several specimens of different origin. It explains the fact that three collector names (underlined on the original label) and two different localities are mentioned on the same label. The sheet also bears Opiz's signature and two identification labels by M. Smejkal and L. Koblřová (both with the name *Symphytum officinale* L.). There are no further labels or markings that would allow the identification of this specimen as original material of *S. microcalix*. There is no collection date indicated, and the number 6016 mentioned in the protologue could not be found anywhere on the sheet. Without those details, the indication of the collection locality ("Padubic") is not sufficient for the positive identification of this specimen as the original collection of *S. microcalix*, as Opiz mentioned the existence of several collections of another species, *S. officinale*, from the same locality (Berchtold, Opiz, 1839). Furthermore, according to O. Šída, the sheet is not a part of Opiz's original herbarium and comes from a set of his duplicates. Thus, its identification with *S. microcalix* would be highly speculative.

Because no other material matching the protologue of *S. microcalix* could be identified in any of Czech herbaria, there is apparently no extant original material of *S. microcalix* in existence. In the opinion of O. Šída (personal communication), Opiz's "herb. n. 6016" referred to Opiz's "Authentisches Herbarium". Opiz's original collections were donated to PR where they were partly destroyed in the second half of the 19th century, and it seems plausible that the original material of *S. microcalix* was lost around that time. Designation of a neotype for *S. microcalix* could potentially affix the application of the name and resolve the existing controversy. However, it should be kept in mind when designating the neotype that Opiz specifically emphasized a distinctive feature of *S. microcalix* in the protologue, i.e. that its filaments were nearly equal to anthers. This is indeed very uncommon for the species of *Symphytum* naturally occurring in Czech Republic, as their filaments are usually much shorter than anthers (Koblřová, 2022). Thus, a specimen with filaments nearly equal to anthers would be a preferred choice for the neotype in order not to be in serious conflict with the protologue. As no information about contemporary occurrence of such plants in the vicinity of the type locality of *S. microcalix* is available to the author of these notes, he refrains from designating a neotype.

Analysis of Opiz's protologue

In the absence of any extant original material, conclusions about the identity of *S. microcalix* are to be drawn from the analysis of its protologue. Currently, the name *S. microcalix* is interpreted either as a synonym of *S. officinale* or as a name of a taxon from the *S. tuberosum* species complex. Thus, the main question to be answered is in fact to which of the two species aggregates, *S. officinale* aggr. or *S. tuberosum* aggr., the plant described by Opiz does belong to. The main features distinguishing those groups are as following (Kobrllová, 2022):

Symphytum officinale aggr.: rhizome fusiform, ± vertical; mericarps ("nutlets") smooth, shiny; stamens with connective projecting beyond thecae; leaves strongly decurrent; corolla purple-violet or white;

Symphytum tuberosum aggr.: rhizome horizontal or oblique, tuberous, with alternate thick (tuberous) and thin portions; mericarps ("nutlets") verrucose or wrinkled; stamens with connective not projecting beyond thecae; leaves not or shortly decurrent; corolla pale yellow.

As can be concluded from the detailed descriptions of *S. officinale* and *S. tuberosum* published by Berchtold and Opiz (1839), Opiz was well aware of the differences between those two species aggregates. All of the distinguishing features of those groups were correctly described by him except for the differences in connective length that have not been explicitly mentioned. *Symphytum microcalix* was described by Opiz as having fusiform rhizome (Opiz used the term "möhrenförmig" that can be translated as "carrot-shaped", both for *S. officinale* and *S. microcalix*), narrowly decurrent cauline leaves and white flowers (whereas flowers of *S. tuberosum* were described by Opiz as pale yellow). Connective and fruit features have not been mentioned in the original description of *S. microcalix*. Nevertheless, the description provided in the protologue, in particular, the vertical fusiform ("carrot-shaped") rhizome without tuberous thickenings, strongly indicates that the species described by Opiz most probably belongs to the *S. officinale* species complex. Furthermore, Opiz compared his species with *S. officinale*, *S. bohemicum* and *S. patens*, i.e. with the taxa belonging to *S. officinale* aggr., but no attempt has been made to compare it with *S. tuberosum*. Notably, Čelakovský (1871), who apparently had an opportunity to examine the

original material of *S. microcalix*, also reduced it to a variety of *S. officinale*. Additionally, according to the protologue, *S. microcalix* was collected by Opiz in wet meadows. This is a typical habitat of the representatives of *S. officinale* aggr. (Kobrllová, 2017, 2022), whereas taxa of *S. tuberosum* aggr. are predominantly forest plants growing in the Czech Republic in deciduous woodlands or occasionally (*S. tuberosum* subsp. *angustifolium* (A. Kern.) Nyman) in semi-dry grasslands (Kobrllová et al., 2016b).

It seems most plausible that plants described by Opiz as *S. microcalix* represent an anomalous (aberrant) form of *S. bohemicum*. Plants of *S. bohemicum* are usually slenderer than *S. officinale*, with narrower wings formed by decurrent cauline leaves (Kobrllová, 2022). Those differences from *S. officinale* were indeed highlighted in the original description of *S. microcalix*. Relative length of anthers and filaments is an additional distinguishing feature specifically emphasized by Opiz. According to the protologue, filaments of *S. microcalix* were nearly equaling anthers. As filaments of both *S. officinale* and *S. tuberosum* are normally much shorter than anthers, it seems likely that Opiz described an aberrant deviating plant. A similar opinion was expressed by Čelakovský (1871), who linked abnormal length of filaments to the shorter than normal length of the corolla tube in *S. microcalix*, and further added that it was unclear whether the variety described by Opiz occurred constantly and frequently within certain populations or if such plants emerged only sporadically among normal ones.

It remains uncertain why the name *S. microcalix* was applied by Dobrochaeva (1981) in a different sense, namely to plants from *S. tuberosum* aggr. Notably, Dobrochaeva (1968) provided a discussion on the previously published names that might be potentially applicable to members of *S. tuberosum* aggr. naturally occurring in Ukraine, but the name *S. microcalix* has not been mentioned there. Furthermore, the type locality of *S. microcalix* was cited by Dobrochaeva (1981) as "In Laubwäldern an der Ufern [des] Dniester bei Czernelica". The same type citation was later repeated by Krytzka et al. (2000). This citation is obviously erroneous. As discussed above, the only original material of *S. microcalix* cited in the protologue was collected by Opiz in the vicinity of Pardubice. The citation used in Dobrochaeva (1981) in fact corresponds to the type locality of *Symphytum foliosum* Rehmann (1868). Thus, there is no reason to assume that any type

material of *S. microcalix* was collected in the territory of Ukraine. Additionally, there is an apparent conflict between the type locality of *S. microcalix* (Pardubice in the Czech Republic) on one hand and the known distribution range of *S. microcalix* and its status as an endemic species of Ukraine as outlined in Dobrochaeva (1981) on the other hand.

Taking into account all of the above considerations, it is concluded that the name *S. microcalix* Opiz is neither applicable to plants of *S. tuberosum* aggr. occurring in the Podillya region of Ukraine nor to any other representatives of the *S. tuberosum* species complex. However, finding the nomenclaturally and taxonomically correct name for the taxon listed as “*S. microcalyx*” in the contemporary Ukrainian botanical literature is not a trivial task. Providing an answer to this question is beyond the scope of the current publication as it should be addressed in a broader context of the taxonomy of the *S. tuberosum* species complex over its entire distribution range. Further studies involving a combination of morphometric, cytological and molecular analyses might be required to resolve intricate relationships within *S. tuberosum* aggr. Some of the existing taxonomic and nomenclatural issues within this species aggregate are discussed below.

Overview of the species complex *Symphytum tuberosum* aggr.

As currently understood, the species complex *S. tuberosum* is widely distributed in Europe from the British Isles and the Iberian Peninsula to the Eastern Carpathians, the Podillya region of Ukraine, Moldova, Balkan Peninsula and northwestern Turkey. Members of the complex show great variation in their ploidy level (Murín, Májovský, 1982), with the morphological differences between different cytotypes and their geographical distribution not being satisfactory resolved yet. This situation is reflected in the complicated taxonomy and nomenclature within the complex (Table 1).

The founding species of this aggregate, *S. tuberosum* L., was described by Carl Linné in the first edition of his “Species Plantarum” in 1753. Several names assignable to this species complex were published in the 19th century (e.g., *S. mediterraneum* W.D.J. Koch, *S. angustifolium* A. Kern., *S. nodosum* Schur, *S. foliosum* Rehmann, *S. gussonei* F.W. Schultz). However, all those species were described from areas located at the limits of the continuous

distribution of *S. tuberosum* aggr., and they were predominantly considered as local forms of limited distribution. Despite the description of those species, the status of *S. tuberosum* as a single and fairly uniform species has remained largely unquestioned, and little attention was given to its intraspecific variation at that time. At the beginning of the 20th century, the vast majority of plants from large areas of West, Central and East Europe were still regarded as belonging to one and the same species, i.e. *S. tuberosum*. This view is reflected in the revision of Bucknall (1913), who treated *S. tuberosum* as a species with very broad distribution: “From Britain, France and Spain to Turkey, and from Germany and S.W. Russia to Italy and Greece”. However, the concept of *S. tuberosum* as a fairly uniform species showing little variation over its distribution range has been challenged by Pugsley (1931). He was the first author who draw attention to the morphological heterogeneity within the species *S. tuberosum* as circumscribed by earlier authors. Pugsley pointed out that plants of *S. tuberosum* from West Europe (France, Spain and the British Isles) show remarkable morphological differences from plants known under the same name but occurring further eastwards. Plants from West Europe are generally taller and stouter, with thicker and closely spaced tuberous rhizomes; their cauline leaves are narrower and more numerous (6–12). In contrast, plants from Central and East Europe are lower and slenderer, with longer and thinner rhizomes; cauline leaves are broader and fewer (3–6). Importantly, Pugsley examined original specimens of *S. tuberosum* from the Linnaean herbarium (LINN) and came to the conclusion that they correspond to the western morphotype with narrow leaves. As a consequence, he applied the Linnaean name *S. tuberosum* exclusively to western plants with narrower cauline leaves. Pugsley was aware of earlier names published for the representatives of *S. tuberosum* species complex from Central and Eastern Europe (e.g., *S. angustifolium*, *S. nodosum* and *S. foliosum*). However, in his opinion, none of those names could be applied with confidence to the Central European morphotype of *S. tuberosum* with broader leaves. Thus, he described a new species, *S. leonhardtianum* Pugsley, and designated as its type the specimen collected by Kerner in Haltertal near Vienna, Austria.

The concept of dividing *S. tuberosum* into two geographical races was generally followed by later

Table 1. Treatment of the *Symphytum tuberosum* species complex by selected authors

Reference	Accepted taxa and their distribution ranges
Bucknall, 1913	1. <i>Symphytum tuberosum</i> L. (including <i>S. foliosum</i> Rehmann) — western, central and southern Europe a) <i>S. tuberosum</i> var. <i>angustifolium</i> (A. Kern.) Buckn. — Hungary, Galicia (nowadays western Ukraine) 2. <i>Symphytum mediterraneum</i> W.D.J. Koch — France 3. <i>Symphytum gussonei</i> F.W. Schultz — Sicily, Galicia (nowadays western Ukraine); the latter occurrence cited with a question mark.
Pugsley, 1931	1. <i>Symphytum tuberosum</i> — France, Spain, Italy and the British Isles 2. <i>Symphytum leonhardtianum</i> Pugsley — central and southern Europe from France and Italy eastwards a) <i>S. leonhardtianum</i> var. <i>longifolium</i> (Beck) Pugsley — Trencsén (nowadays western Slovakia) <i>Symphytum mediterraneum</i> , <i>S. angustifolium</i> , <i>S. nodosum</i> , <i>S. foliosum</i> and <i>S. gussonei</i> have been mentioned by Pugsley without drawing definitive conclusions on their taxonomic status. <i>Symphytum mediterraneum</i> was regarded as doubtful due to the absence of the type material, and <i>S. foliosum</i> was considered as a possible hybrid between <i>S. officinale</i> and <i>S. tuberosum</i> .
Dobrochaeva, 1968	1. <i>Symphytum tuberosum</i> — western Europe 2. <i>Symphytum leonhardtianum</i> — central Europe 3. <i>Symphytum besseri</i> Zaver. — Podillya region of Ukraine 4. <i>Symphytum popovii</i> Dobrocz. — the Ukrainian Carpathians and adjacent regions <i>Symphytum mediterraneum</i> , <i>S. angustifolium</i> and <i>S. gussonei</i> are not discussed by Dobrochaeva. <i>Symphytum foliosum</i> is treated as a hybrid between <i>S. officinale</i> and <i>S. tuberosum</i> s. l. <i>Symphytum nodosum</i> is mentioned without drawing conclusions on its taxonomic status.
Pawłowski, 1972	1. <i>Symphytum tuberosum</i> L. a) <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i> — western Europe b) <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>nodosum</i> (Schur) Soó (including <i>S. leonhardtianum</i> , <i>S. popovii</i> , <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>angustifolium</i>) — central and southeastern Europe 2. <i>Symphytum gussonei</i> — Sicily <i>Symphytum mediterraneum</i> is synonymized with <i>S. tuberosum</i> without being assigned to one of the two subspecies.
Murín, Májovský, 1982	1. <i>Symphytum mediterraneum</i> ($2n = 144$) — western Europe (corresponds to <i>S. tuberosum</i> of previous authors) 2. <i>Symphytum tuberosum</i> (including <i>S. leonhardtianum</i>) ($2n = 96$) — central Europe 3. <i>Symphytum angustifolium</i> ($2n = 32$) — Hungary and Slovakia 4. <i>Symphytum gussonei</i> — Sicily <i>Symphytum nodosum</i> is mentioned as a taxon of uncertain status.
Valdés, von Raab-Straube, 2011–onward	1. <i>Symphytum tuberosum</i> (including <i>S. mediterraneum</i>) a) <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i> (including <i>S. ambiguum</i> Pau) — Spain, France, the British Isles, Germany, Switzerland, Slovakia, Italy (questionable) b) <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>angustifolium</i> (including <i>S. leonhardtianum</i> , <i>S. nodosum</i> , <i>S. popovii</i>) — Albania, Austria, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, France, Germany, Greece, Hungary, Italy, Moldova, Poland, Romania, Serbia, Slovakia, Slovenia, Switzerland, Turkey, Ukraine (Crimea only) 2. <i>Symphytum gussonei</i> — Sicily 3. <i>Symphytum besseri</i> — Ukraine 4. <i>Symphytum microcalyx</i> — Ukraine.
POWO, 2024	1. <i>Symphytum tuberosum</i> a) <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i> (including <i>S. leonhardtianum</i> , <i>S. mediterraneum</i> , <i>S. minus</i> Bubani, <i>S. tuberosum</i> var. <i>grandiflorum</i> Sennen, <i>S. tuberosum</i> var. <i>variegatum-superbum</i> J. Dix) — Austria, France, Germany, Great Britain, Spain (incl. Balears) b) <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>angustifolium</i> (including <i>S. foliosum</i> , <i>S. nodosum</i> , <i>S. popovii</i>) — Albania, Austria, Belarus, Bulgaria, Czechoslovakia, Germany, Greece, Hungary, Italy, Poland, Romania, Switzerland, Turkey, Ukraine, Yugoslavia 2. <i>Symphytum gussonei</i> — Sicily Both <i>S. besseri</i> and <i>S. microcalyx</i> are placed in the synonymy of <i>S. officinale</i> .

authors. However, those races were predominantly given the rank of subspecies instead of the specific rank proposed by Pugsley. Consequently, the western race was recognized as the type subspecies, *S. tuberosum* subsp. *tuberosum*, whereas the eastern race appeared under the names *S. tuberosum* subsp. *nodosum* (Schur) Soó (Pawłowski, 1972; Wickens, 1978) or *S. tuberosum* subsp. *angustifolium* (A. Kern.) Nyman (Stearn, 1985; Bottega, Garbari, 2003). However, not all authors accepted the interpretation of specimens from the Linnaean herbarium proposed by Pugsley (1931) and, consequently, some botanists have questioned the application of the Linnaean name, *S. tuberosum*, to plants from West European populations. Murín and Májovský (1982) argued that the type specimens of *S. tuberosum* from the Linnaean herbarium are incomplete as they are represented solely by upper fragments of flowering shoots and do not include lower parts of stems and rhizomes. For this reason, those authors believed that type specimens cannot be unambiguously assigned neither to the western nor to eastern race of *S. tuberosum* s. l. Additionally, the origin of the type specimens in the Linnaean herbarium remains unknown. The above authors also pointed out that the only locality indicated by Linné in the protologue of *S. tuberosum* was southern Germany (“*Habitat in Germania australi*”). Thus, Murín and Májovský (1982) came to the conclusion that the name *S. tuberosum* in a narrow sense should be applied to the eastern race, as it is the only race known to occur in Germany. This point of view was recently followed by Kobrlová et al. (2016a), who have applied the name *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* to the eastern subspecies. At the same time, numerous authors continue using the name *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* for the western subspecies (Rodríguez Gracia, Castroviejo, 2012; Jäger, 2017). Thus, there are two conflicting opinions on the identity of the type specimen of *S. tuberosum*, and the taxonomy within this species complex can only be stabilized when this controversy is resolved. Possible solutions for this taxonomic issue include assigning an epitype or conserving the name *S. tuberosum* with a new conserved type of the known origin and ploidy level (see below for the importance of the ploidy level in this species complex). The conservation of the name *S. tuberosum* with the conserved type might be a preferred option, as it would provide a nomenclaturally binding solution. For the purposes of nomenclatural stability, it might

be advisable to fix the application of the Linnaean name to the western race, to which it has been traditionally applied by the majority of authors since the revision by Pugsley (1931).

Polyploidy within *Symphytum tuberosum* aggr.

Another important aspect that contributed to the taxonomic complexity of the species aggregate of *S. tuberosum* is that it encompasses a great diversity of cytotypes and ploidy levels. Chromosome numbers reported so far for representatives of *S. tuberosum* aggr. include $2n = 18, 32, 64, 72, 96, 120, 144$ (Rice et al., 2015). Out of those, the chromosome number $2n = 18$ has been reported only once by Tarnavski (1948), and this old record is in need of verification. Additionally, a recent report of $2n = 24$ for *S. tuberosum* from Turkey (Inceer et al., 2007) might be in fact referable to *S. ibericum*, as the investigated material was collected in the region of Trabzon, where *S. ibericum* is relatively common (and the chromosome number $2n = 24$ has been reported for this species earlier), whereas *S. tuberosum* has not been reported before from that area (Wickens, 1978). Notably, the chromosome number $2n = 144$ is the highest reported value for the entire family *Boraginaceae* (Weigend et al., 2016).

The reported chromosome numbers (except for $2n = 18$) agree with the proposed basic chromosome number for *S. tuberosum* $x = 8$ (Murín, Májovský, 1982). Thus, ploidy levels in the investigated populations correspond to $4x, 8x, 9x, 12x, 15x$ and $18x$. The existence of plants with odd numbers of chromosomal sets ($9x$ and $15x$) is quite remarkable, as those are expected to encounter problems with the segregation of chromosomes in meiosis due to the chromosomal imbalance (Shepherd, 2017). It is not known whether $9x$ and $15x$ *S. tuberosum* plants are fertile and if they are able to produce viable seeds. Plants with $2n = 120$ potentially could arise from hybridization between plants with $2n = 96$ and $2n = 144$. This hypothesis is indirectly supported by their geographic distributions — such plants have been reported only from France and Italy (Jaarsma et al., 1990; Bottega et al., 2001), i.e., the contact zone between the distribution areas of dodecaploids and octodecaploids. However, as detailed information on plants with $2n = 120$ is lacking, their tentative hybrid nature requires verification. In addition to more frequent ploidy levels listed above,

several minor ploidy levels (e.g., $6x$, $10x$, and $14x$) have been reported by Kobrlová et al. (2016a) without exact chromosome counts. Those ploidy levels were found only in a few individual plants growing in populations dominated either by tetraploids ($4x$) or by dodecaploids ($12x$), and they never formed pure stands.

A certain pattern of geographic distribution of individual cytotypes is apparent from the available data. Thus, tetraploids ($2n = 4x = 32$) are known from the Czech Republic, Slovak Republic and Hungary (Murín, Májovský, 1982; Kobrlová et al., 2016a); octaploids ($2n = 8x = 64$) — from Bulgaria, Greece, and Turkey (van Loon, Oudemans, 1982; Markova, 1983; Jaarsma et al., 1990); nonaploids ($2n = 9x = 72$) have been reported only from Bulgaria (Markova, Ivanova, 1970); dodecaploids ($2n = 12x = 96$) have the widest distribution area and are known from Germany, Austria, Czech Republic, Slovak Republic, Poland, Hungary, Slovenia, Italy and Spain (Grau, 1968; Luque Palomo, 1982; Murín, Májovský, 1982; Jaarsma et al., 1990; Kobrlová et al., 2016a, 2018); plants with $2n = 15x = 120$ occur in Italy and France (Jaarsma et al., 1990; Bottega et al., 2001), and octodecaploids ($2n = 18x = 144$) have been reported from France and Italy (Grau, 1968; Jaarsma et al., 1990).

As discussed by Murín and Májovský (1982), at least three cytotypes of *S. tuberosum* aggr. (tetraploids, dodecaploids and octodecaploids) can be characterized morphologically and show certain ecological preferences. Octodecaploid plants ($2n = 144$) match the western race (subspecies), whereas dodecaploids ($2n = 96$) largely correspond to the eastern race (subspecies) as defined by Pawłowski (1972). In agreement with that, dodecaploid plants were reported from the type locality of *S. leonhardtianum* (Kobrlová et al., 2018). However, correct naming of those two subspecies depends on the interpretation of the Linnaean type material, and their nomenclature can only be stabilized once the application of the Linnaean name is fixed. In addition to those two races that received wide recognition following the publication of Pugsley (1931), Murín and Májovský (1982) convincingly showed the existence of an additional morphologically distinct race represented by tetraploid plants. They associated this tetraploid race with the taxon previously described as *S. angustifolium* A. Kern. (1863). The type of *S. angustifolium* was collected by Kerner in the Pilis Mountains (northern Hungary). Before the

publication of Murín and Májovský (1982), those plants have been largely considered being an aberrant form of the eastern race (Stearn, 1985). However, as they differ in their ploidy level, morphological features, ecological preferences and have defined distribution areas, they might deserve the status of a distinct subspecies (Kobrlová et al., 2016a). As a consequence, the application of the name *S. tuberosum* subsp. *angustifolium* should be restricted to the tetraploid plants, and not to be extended to the eastern subspecies as a whole (as it is often the case, e.g., Valdés and von Raab-Straube, 2011–onward; POWO, 2024), which is largely represented by dodecaploid plants. Thus, if the traditional application of the name *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* to the western octodecaploid race is maintained, a different name needs to be found for the dodecaploid plants instead of *S. tuberosum* subsp. *angustifolium*. The first option that comes into question is the name *S. tuberosum* subsp. *nodosum* based on *S. nodosum* Schur. In fact, the name had been used in that sense before by some authors (Pawłowski, 1972; Wickens, 1978). However, *S. nodosum* was described by Schur from Romania and, as noted by Murín and Májovský (1982), dodecaploid plants have not yet been reported from that country. At the same time, the type of *S. nodosum* could not be traced so far (Cecchi, Selvi, 2015). Should it be shown by future studies that the name *S. tuberosum* subsp. *nodosum* is not applicable to dodecaploid race, the next name in the chronological order would be *S. leonhardtianum*. The latter name is undoubtedly referable to Central European dodecaploid plants, as shown by Kobrlová et al. (2018). However, this name was published at the rank of species, and a new combination will be needed if the dodecaploid plants are treated at the subspecies rank. There is currently no information on the morphological distinctiveness of other cytotypes of *S. tuberosum* and, consequently, no names have been proposed for them. In this respect, octoploid plants reported from Bulgaria, Greece and Turkey and not known elsewhere might deserve detailed investigation.

Naming of Ukrainian representatives of *Symphytum tuberosum* aggr.

Ukrainian botanists initially followed the view of Pugsley (1931) and referred all Ukrainian populations of *S. tuberosum* aggr. to *S. leonhardtianum* (Barbarych, 1950; Dobrochaeva, 1957). However,

Zaverucha (1962) published the description of a new species, *S. besseri* Zaver. based on material collected in the vicinity of Kremenets (Ternopil Region, Ukraine). He distinguished this new species from West European *S. tuberosum* and from Carpathian plants, which he referred to as *S. popovii* Dobrocz., a name not yet validated at the time of Zaverucha's publication. A few years later, Dobrochaeva (1968) validly published the name *S. popovii* Dobrocz., which she considered being distinct from *S. leonhardtianum*. *Symphytum popovii* was characterized by Dobrochaeva as a forest plant of the Ukrainian Carpathians, but, somewhat unexpectedly, a specimen collected in Ternopil Region (Ukraine) has been chosen as the type. In the same publication, Dobrochaeva (1968) provided a detailed discussion of the names that might be potentially applicable to Ukrainian plants of *S. tuberosum* aggr. However, the name *S. angustifolium* A. Kern. has been regrettably omitted in that discussion. In her following treatment of *S. tuberosum* aggr., Dobrochaeva (1981) applied the name *S. popovii* to Carpathian broad-leaved forest plants, but the name *S. besseri* was placed in the synonymy of *S. microcalix* Opiz. As discussed above, the name *S. microcalix* is not applicable to any taxon within *S. tuberosum* aggr. Nevertheless, later authors largely followed the nomenclature proposed by Dobrochaeva (1981) and listed two species of the *S. tuberosum* aggr. for the flora of Ukraine, i.e., *S. popovii* and *S. microcalix* (the latter as "*S. microcalyx*"). In this respect, the *Euro+Med* treatment (Valdés, von Raab-Straube, 2011–onward) stands out as it accepts both *S. microcalix* and *S. besseri* as two distinct species supposedly endemic to Ukraine, whereas the name *S. popovii* is placed in the synonymy of *S. tuberosum* subsp. *angustifolium*, but its distribution area within Ukraine is erroneously shown as being limited to Crimea, from where no representatives of the *S. tuberosum* species complex are known.

The name *S. foliosum* Rehmann had been occasionally applied to the eastern race of *S. tuberosum* aggr., and it is still listed as a synonym of *S. tuberosum* subsp. *angustifolium* in POWO (2024). The name was published by Rehmann (1868) based on materials collected by Hölzl near Chernelytsya (spelled as Czernelica in the protologue), nowadays within Ivano-Frankivsk Region of Ukraine. Later collections distributed under the name *S. foliosum* in the series "Flora exsiccata Austro-Hungarica" (No. 3709) and "Flora polonica exsiccata" (No.

851.a) indeed agree with the concept of *S. tuberosum* subsp. *angustifolium* (Pugsley, 1931; Pawłowski, 1961; Smejkal, 1978). However, the description provided by Rehmann in the protologue gave some indications that the described plants might be of hybrid origin (Pugsley, 1931; Popov, 1953). Pawłowski was able to locate a specimen from the original Hölzl's gathering (in fact, the only collection mentioned in the protologue) in the herbarium of the Polish Academy of Sciences in Krakow (KRAM). After examination of Hölzl's specimen, Pawłowski came to the conclusion that it indeed represents a hybrid between *S. tuberosum* subsp. *nodosum* (i. e., the eastern race of *S. tuberosum*) and *S. officinale* (Pawłowski, 1961). The concept of *S. foliosum* as a taxon of the hybrid origin was followed by Dobrochaeva (1968) and Smejkal (1978).

The recent publications of Koblrová et al. (2016a, 2016b, 2018) have greatly contributed to the understanding of the diversity within *S. tuberosum* species complex in Central Europe. It has been convincingly demonstrated that this complex is represented in Central Europe by two dominant cytotypes (4x and 12x) that are morphologically and ecologically distinct and have distinct distribution patterns. Arguably, both cytotypes are best treated at the rank of distinct subspecies. Koblrová and coauthors have analyzed *S. tuberosum* aggr. populations from Austria, Czech Republic, Slovak Republic, Hungary and Poland. A critical comparison of Ukrainian populations with material from other Central European countries seems to be appropriate to establish their taxonomic status.

It should be noted that Carpathian plants known as *S. popovii* show considerable morphological similarity with Central European dodecaploid plants. According to the protologue (Dobrochaeva, 1968), the differences between *S. popovii* and *S. leonhardtianum* are merely quantitative: broader cauline leaves (length to width ratio 2.2 : 1 in *S. popovii* versus 3 : 1 in *S. leonhardtianum*), narrower corolla tube (up to 4 mm in *S. popovii* versus 4.5–5.0 mm in *S. leonhardtianum*) and narrower mericarps (2–3 mm in *S. popovii* versus 3.5 mm in *S. leonhardtianum*). The holotype of *S. popovii* (KW000008138, online image!) indeed is represented by a plant with relatively broad cauline leaves. However, the reported leaf length to width ratio of 2.2 : 1 falls well within the variation range observed for this character in natural populations of dodecaploid plants from Central Europe

(Kobrová et al., 2016a). Additionally, the plants observed by the author in Zakarpattia (Transcarpathia) Region of Ukraine and formally referable to *S. popovii* had narrower cauline leaves than holotype of *S. popovii* (Fig. 3) and were morphologically indistinguishable from Central European dodecaploids presented in the publications of Murín and Májovský (1982) and Kobrová et al. (2016a). No published data on the natural variability of two other characters indicated by Dobrochaeva could be found in literature, and their significance should be critically re-evaluated. At the same time, narrow-leaved plants known either as “*S. microcalyx*” or as *S. besseri* resemble Central European tetraploids referable as *S. tuberosum* subsp. *angustifolium*. Neither Zaverucha (1962) nor Dobrochaeva (1968) made a direct comparison between those two taxa. However, the holotype of *S. besseri* (KW000008137, online image!) appears to be remarkably similar to the lectotype of *S. angustifolium* (WU0069897, online image!). The author nevertheless refrains from drawing any definitive conclusions about the identity of Ukrainian populations of *S. tuberosum* aggr. before their karyological status is determined. No data on chromosome counts or ploidy levels for Ukrainian populations of *S. tuberosum* aggr. could be traced in literature. However, Murín and Májovský (1982) have expressed an opinion that tetraploid plants of *S. tuberosum* aggr. might occur in Ukraine and, specifically, within populations growing in the Vihorlat area in Zakarpattia Region. Also, it appears reasonable to expect the occurrence of dodecaploid plants in Ukraine, as this cytotype is by far the most common in the neighboring countries of the Carpathian region (Poland, Slovak Republic and Hungary).

Conclusions

In conclusion, an attempt to resolve the identity of the name *S. microcalyx* Opiz has been made in this publication. The history of the name has been reviewed. No extant original material for this name could be traced and, in all likelihood, the only Opiz's specimen (or gathering) cited in the protologue has been lost. Analysis of the original description led to the conclusion that Opiz's description is not applicable to any member of *S. tuberosum* species complex and the name *S. microcalyx* should be placed in the synonymy of *S. bohemicum*.

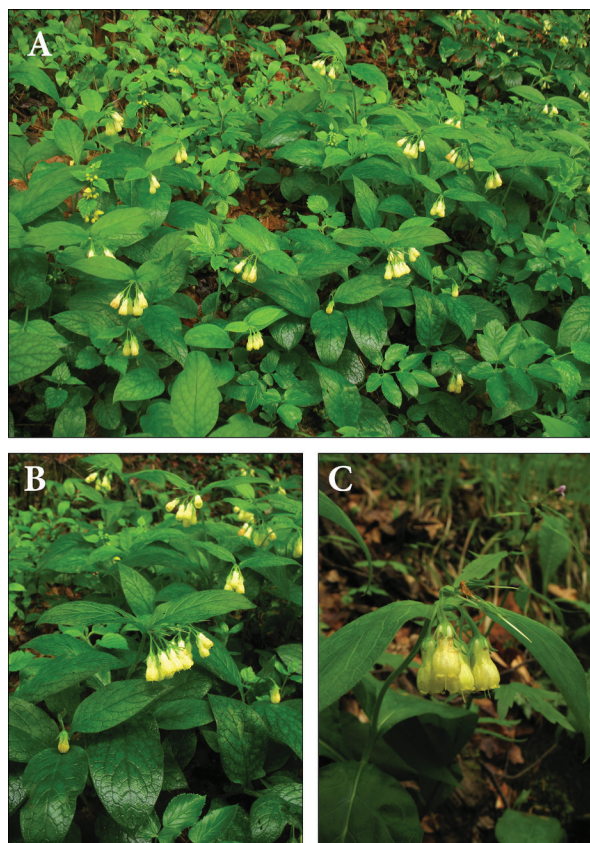


Fig. 3. Flowering plants of *Symphytum popovii* observed in the Kuziy Protected Area, part of Carpathian Biosphere Reserve (Rakhiv District, Zakarpattia (Transcarpathian) Region, Ukraine). A: flowering plants in their habitat; B: a flowering plant; C: the upper part of a flowering shoot with the inflorescence

Recent advances in nomenclature and taxonomy of the species complex have been reviewed with a special emphasis on the status of Ukrainian populations. It is concluded that the controversy surrounding the status of the Linnaean type of *S. tuberosum* has a destabilizing effect on the nomenclature of the entire group. Conservation of this name with a new conserved type that would affix the traditional application of the name to the octodecaploid race of *S. tuberosum* aggr. is proposed as a preferred solution towards nomenclatural stability. At the same time, the applicability of the name *S. nodosum* to dodecaploid plants within the species complex *S. tuberosum* aggr. needs to be evaluated. Two species described from Ukraine, *S. besseri* and *S. popovii*, are shown to have considerable morphological similarity with Central European tetraploid

and dodecaploid plants, respectively. A critical comparison of Ukrainian populations with populations from Central Europe is essential for establishing their taxonomic status. This comparison should be based on thorough morphometric and cytological analysis of plants from Ukrainian populations. It is important to include into such analysis the material from the type localities of the species described from the territory of Ukraine, i.e., *S. foliosum*, *S. popovii* and *S. besseri*. This publication is expected to attract interest of researchers to the intricate species complex *S. tuberosum* aggr. and in this way contribute to better understanding of its taxonomy and evolutionary history.

Acknowledgments

Assistance of Otakar Šída (PR), who located the specimen from Opiz's herbarium discussed in this publication and provided valuable comments on its origin, is kindly acknowledged.

ETHICS DECLARATION

The author declares no conflict of interest.

ORCID

A. Kovalchuk:  <https://orcid.org/0000-0001-8704-4644>

REFERENCES

- Barbarych A.I. 1950. *Boraginaceae*. In: *Vyznachnyk roslyn URSR*. Ed. M.V. Klovov. Kyiv: Derzhavne vydavnytstvo silskogospodarskoi literatury URSR, pp. 348–366. [Барбарич А.И. 1950. *Boraginaceae*. В кн.: *Визначник рослин УРСР*. Ред. М.В. Клоков. Київ: Державне видавництво сільськогосподарської літератури УРСР, с. 348–366].
- Beck von Mannagetta G. 1893. *Flora von Nieder-Oesterreich*. Vol. 2(2). Wien: Druck und Verlag von Carl Herold's Sohn, pp. 895–1396.
- Berchtold F., Opiz P.M. 1839. *Oekonomisch-technische Flora Böhmens*. Vol. 2(2). Praga: Echia, 278 pp.
- Bottega S., Garbari F. 2003. Il genere *Symphytum* L. (*Boraginaceae*) in Italia. Revisione biosistemica. *Webbia*, 58(2): 243–280.
- Bottega S., Garbari F., Peruzzi L. 2001. 1228. Reports. In: *Mediterranean chromosome number reports — 11*. Eds G. Kamari, C. Blanché, F. Garbari. *Flora Mediterranea*, 11: 436–439.
- Bucknall C. 1913. A revision of the genus *Symphytum* Tourn. *The Journal of the Linnean Society. Botany*, 41: 491–556.
- Cecchi L., Selvi F. 2015. Synopsis of *Boraginaceae* subfam. *Boraginoideae* tribe *Boragineae* in Italy. *Plant Biosystems*, 149(4): 630–677.
- Čelakovský L. 1871. *Prodromus der Flora von Böhmen. Zweiter Theil* [Part 2]. *Archiv für die Naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen (Botanische Abtheilung)*, 2(2): 113–388. [Prag: Herausgegeben von dem Comité für die naturwissenschaftliche Durchforschung Böhmens].
- Danylyk I.M., Volodymyrets V.O. 2020. Plant species of regional protection in the flora of Rivne Region. *Visnyk NUVGP. Silskogospodarski nauky*, 1(89): 20–41. [Данилик І.М., Володимирець В.О. 2020. Види рослин регіональної охорони у флорі Рівненської області. *Вісник НУВГП. Серія "Сільськогосподарські науки"*, 1(89): 20–41]. <https://doi.org/10.31713/vs120202>
- Dobrochaeva D.M. 1957. *Boraginaceae*. In: *Flora URSR*. Vol. 8. Eds M.I. Kotov, A.I. Barbarych. Kyiv: Vydavnytstvo AN URSR, pp. 328–514. [Доброчаева Д.М. 1957. *Boraginaceae*. В кн.: *Флора УРСР*. Т. 8. Ред. М.І. Котов, А.І. Барбарич. Київ: Видавництво АН УРСР, с. 328–514].
- Dobrochaeva D.M. 1968. On taxonomy of genus *Symphytum* L. II. *Tuberosa* Buckn. section. *Ukrainian Botanical Journal*, 25(6): 58–62. [Доброчаева Д.М. 1968. До систематики роду живокіст (*Symphytum* L.) II. Секція *Tuberosa* Buckn. *Український ботанічний журнал*, 25(6): 58–62].
- Dobrochaeva D.M. 1981. *Boraginaceae*. In: *Flora partis Europaeae URSS*. Vol. 5. Eds A.A. Fedorov, R.V. Kamelin. Leningrad: Nauka, pp. 113–179. [Доброчаева Д.М. 1981. *Boraginaceae*. В кн.: *Флора Европейской части СССР*. Т. 5. Ред. А.А. Федоров, Р.В. Камелин. Ленинград: Наука, с. 113–179].
- Grau J. 1968. Cytologische Untersuchungen an *Boraginaceae* I. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München*, 7: 277–294.
- Inceer H., Hayirlioglu-Ayaz S., Ozcan M. 2007. Chromosome numbers of the twenty-two Turkish plant species. *Caryologia*, 60(4): 349–357.
- Jaarsma T.A., Lohmanns E., Hendriks H., Gadella T.W.J., Malingré T.M. 1990. Chemo- and karyotaxonomic studies on some rhizomatous species of the genus *Symphytum* (*Boraginaceae*). *Plant Systematics and Evolution*, 169: 31–39.
- Jäger E.J. 2017. Familie *Boraginaceae* Juss. (inkl. *Hydrophyllaceae* R. Br.) — Borretschgewächse. In: *Rothmaler — Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Grundband*. 21. Aufl. Ed. E.J. Jäger. Berlin, Heidelberg: Springer Spektrum, pp. 717–729.
- Kerner A. 1863. Descriptiones plantarum novarum florum hungaricarum et transsilvanicarum. *Oesterreichische Botanische Zeitschrift*, 13: 227–228.

- Kobrová L. 2017. Rod *Symphytum* (kostival) v České republice. II. *S. officinale* agg. *Zprávy České Botanické Společnosti, Praha*, 52: 175–223.
- Kobrová L. 2022. *The genus Symphytum L. in the Central Europe: chorology, cytogeography and taxonomy*. Doctoral thesis. Olomouc: Palacký University Olomouc, 184 pp.
- Kobrová L., Hroneš M. 2017. Rod *Symphytum* (kostival) v České republice. III. Nepůvodní a pěstované druhy. *Zprávy České Botanické Společnosti, Praha*, 52: 225–248.
- Kobrová L., Hroneš M., Koutecký P., Štech M., Trávníček B. 2016a. *Symphytum tuberosum* complex in central Europe: cytogeography, morphology, ecology and taxonomy. *Preslia*, 88(1): 77–112.
- Kobrová L., Hroneš M., Trávníček B. 2016b. Rod *Symphytum* (kostival) v České republice. I. *S. tuberosum* agg. *Zprávy České Botanické Společnosti, Praha*, 51: 221–256.
- Kobrová L., Mandáková T., Hroneš M. 2018. Taxonomic status and typification of a neglected name *Symphytum leonhardtianum* from the *Symphytum tuberosum* complex (*Boraginaceae*). *Phytotaxa*, 349(3): 225–236. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.349.3.3>
- Kricsfalussy V., Budnikov G. 2007. Threatened vascular plants in the Ukrainian Carpathians: current status, distribution and conservation. *Thaiszia*, 17: 11–32.
- Krytzka L.I., Fedoronchuk M.M., Shevera M.V. 2000. Typification of species of vascular plants described from Ukraine: families *Onagraceae* Juss., *Trapaceae* Dumort., *Asclepiadaceae* Lindl., *Convolvulaceae* Juss., *Cuscutaceae* Dumort., *Boraginaceae* Juss. *Ukrainian Botanical Journal*, 57(2): 126–133. [Крицька Л.І., Федорончук М.М., Шевера М.В. 2000. Типіфікація видів судинних рослин, описаних з України: родини *Onagraceae* Juss., *Trapaceae* Dumort., *Asclepiadaceae* Lindl., *Convolvulaceae* Juss., *Cuscutaceae* Dumort., *Boraginaceae* Juss. *Український ботанічний журнал*, 57(2): 126–133].
- Loon J.C. van, Oudemans J.J.M.H. 1982. Reports. In: *IOPB Chromosome Number Reports LXXV*. Ed. Á. Löve. *Taxon*, 31(2): 343–344.
- Luque Palomo M.T. 1982. *Estudio cariológico de las especies de Boraginaceae de España peninsular e Islas Baleares*. Doctoral thesis. Sevilla: Universidad de Sevilla, 434 pp.
- Markova M. 1983. Reports. In: *IOPB Chromosome Number Reports LXXX*. Ed. Á. Löve. *Taxon*, 32(3): 509–510.
- Markova M., Ivanova P. 1970. Karyologische Untersuchungen der Vertreter der Fam. *Boraginaceae*, *Labiatae* und *Scrophulariaceae* in Bulgarien. *Izvestiya na Botanicheskaya Institut (Sofia)*, 20: 93–98.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, xxiii + 345 pp.
- Murín A., Májovský J. 1982. Die Bedeutung der Polyploidie in der Entwicklung der in der Slowakei wachsenden Arten der Gattung *Symphytum* L. *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae. Botanica*, 29: 1–25.
- Nyman C.F. 1881. *Conspectus florae europaeae*. Part 3. Örebro Sueciae: Typis Officinae Bohlinianae, pp. 493–677.
- Pawlowski B. 1961. Uwagi o żywokostach — *Observationes ad genus Symphytum L. pertinentes*. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, 7(2): 327–356.
- Pawlowski B. 1972. *Symphytum*. In: *Flora Europaea*. Vol. 3. Eds T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters, D.A. Webb. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 103–105.
- Popov M.G. 1953. *Boraginaceae*. In: *Flora SSSR*. Vol. 19. Ed. B.K. Shishkin. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR, pp. 97–691. [Попов М.Г. 1953. *Boraginaceae*. В кн.: *Флора СССР*. Т. 19. Ред. Б.К. Шишкин. Москва; Ленинград: Издательство АН СССР, с. 97–691].
- POWO. 2024. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Accessed 25 January 2024).
- Pugsley H.W. 1931. The forms of *Symphytum tuberosum* L. *Journal of Botany, British and Foreign*, 64: 89–97.
- Rehmann A. 1868. Botanische Fragmente aus Galizien. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 18: 479–506.
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N.M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. 2015. The Chromosome Counts Database (CCDB) — a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist*, 206(1): 19–26.
- Rodriguez Gracia V., Castroviejo S. 2012. *Symphytum*. In: *Flora Iberica*. Vol. 11. Eds S. Talavera, C. Andrés, M. Arista, M.P. Fernández Piedra, M.J. Gallego, P.L. Ortiz, C. Romero Zarco, F.J. Salgueiro, S. Silvestre, A. Quintana. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC, pp. 332–336.
- Shepherd V. 2017. Mitosis in plant cells. In: *Plant Cell Biology*. Eds W.V. Dashek, M. Harrison. Boca Raton (USA): CRC Press, pp. 227–258.
- Smejkal M. 1978. Rod *Symphytum* L. v Československu. *Zprávy Československé Botanické Společnosti*, 13: 145–161.
- Staffeu F.A., Cowan R.S. 1981. *Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*. Vol. 3: Lh–O. 2nd ed. Utrecht: Bohm, Scheltema & Holkema, 980 pp.
- Stearn W.T. 1985. The Greek species of *Symphytum* (*Boraginaceae*). *Annales Musei Goulandris*, 7: 175–220.
- Tarnavski T.I. 1948. Die Chromosomenzahlen der Anthopyten-Flora von Rumänien mit einem Ausblick auf das Polyploidie-Problem. *Buletinul Grădinii Botanice și al Muzeului Botanic dela Universitatea din Cluj*, 28: 1–130.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*. Berlin, Germany: International Association of Botanical Nomenclature, 1135 pp.

- clature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017 [Regnum Vegetabile, vol. 159]. Glashütten: Koeltz Botanical Books, xxxviii + 254 pp. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Valdés B., von Raab-Straube E. 2011–onward. *Boraginaceae*. In: *Euro+Med Plantbase — the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. Available at: <https://euromedplus.org/> (Accessed 18 November 2023).
- Weigend M., Selvi F., Thomas D.C., Hilger H.H. 2016. *Boraginaceae*. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. 14. Eds. J.W. Kadereit, V. Bittrich. Switzerland, Cham: Springer International Publishing, pp. 41–102.
- Wickens G.E. 1978. *Symphytum*. In: *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Vol. 6. Ed. P.H. Davis. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 378–386.
- Zaverucha [Zaverukha] B.V. 1962. New species of plants from the environs of Kremenets. *Ukrainian Botanical Journal*, 19(5): 49–63. [Заверуха Б.В. 1962. Нові види рослин з околиць м. Кременця. *Український ботанічний журнал*, 19(5): 49–63].

Нотатки щодо таксономії видового комплексу *Symphytum tuberosum* (Boraginaceae) та щодо інтерпретації назви *S. microcalix*

А. КОВАЛЬЧУК

Університет Гельсінкі, Гельсінкі, Фінляндія

Реферат. Назва *Symphytum microcalix*, що була вперше запропонована Ф.М. Опіцем, у сучасних джерелах має дві різні інтерпретації — як синонім *Symphytum officinale* або ж як назва таксону з комплексу *Symphytum tuberosum*. Використання даної назви обговорюється на основі аналізу протологу, опублікованого Опіцем. Наводяться дані щодо походження автентичного матеріалу та нотатки щодо написання видового епітету. Наявні дані дозволяють зробити висновок, що рослина, описана Опіцем як *S. microcalix*, найімовірніше являла собою аномальний екземпляр *Symphytum bohemicum*, а її застосування до рослин з комплексу *S. tuberosum* є необґрунтованим. При обговоренні подальших номенклатурних і таксономічних проблем, пов'язаних з таксонами комплексу *S. tuberosum*, особлива увага приділена статусу популяцій рослин, що ростуть на території України.

Ключові слова: *Symphytum*, живокіст, історія ботаніки, номенклатура, Опіц, поліплоїдія



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.203>

RESEARCH ARTICLE

Критичний огляд видів роду *Poa* (*Poaceae*) флори України

Микола М. ФЕДОРОНЧУК 

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

Адреса для листування: m.fedoronchuk@ukr.net

Реферат. Наведено конспект роду *Poa* флори України, який включає 25 видів, куди увійшли нові, які раніше не наводилися у вітчизняних джерелах (*P. egorovae*, *P. humilis*, *P. klokovii*, *P. paczoskii*), або наводилися під іншими назвами: *P. balfourii* (замість *P. janczewskii*), *P. media* та *P. laxa* (замість *P. ursina*). Низка видових назв розглядаються як синоніми: *P. biebersteinii*, *P. erythropoda*, *P. podolica*, *P. polonica*, *P. stepposa*, *P. fagetorum*, *P. hypanica*, *P. sylvicola*, *P. volhynensis*, *P. turfosa* аuct. Таксономічно сумнівними видами залишаються *P. egorovae* та *P. supina*. В електронних онлайн базах даних для України не визнається *Poa klokovii*, що є помилкою.

Ключові слова: гербарні колекції, діагностичні ознаки, екологія, морфологія, поширення, синонім, таксон, Україна, ценотична приуроченість

Вступ

Рід *Poa* L. s. l. (incl. *Arctopoa* (Griseb.) Prob. і *Ochlopoa* (Asch. & Graebn.) H. Scholz) є одним із великих за обсягом, поліморфним і складним у систематичному відношенні в родині злакових (*Poaceae* Barnhart); він нараховує понад 580 видів, поширених у помірних і холодних країнах обох півкуль, а також у горах тропіків (Soreng, 2007; Tzvelev, 2009; POWO, 2024). Багато видів роду відіграють важливу фітоценотичну роль як домінанти й едифікатори рослинних угруповань і мають важливе господарське значення як кормові трави (Poyarkova, 1977). Як типовий рід родини *Poaceae*, *Poa* має тривалу історію свого дослідження. Значний внесок у вивчення

видового складу роду флори України внесли Є.М. Лавренко (Lavrenko, 1940), О.М. Пояркова (Poyarkova, 1965, 1977; Opredelitel..., 1987), М.М. Цвельов (Tzvelev, 1974a, 1974b, 2009). Проте, незважаючи на тривалу історію дослідження, ще донині залишається багато невирішених питань таксономічного характеру. Основними діагностичними ознаками видового рівня є форма стебла і піхов (ступінь сплюсненості), ширина пластинки верхнього листка, характер поверхні піхов стеблових листків, колоскових та нижніх квіткових лусок і осі колоска, наявність волоконця при основі кіля (каллюса) нижніх квіткових лусок, висота рослин, довжина язичка та ін. Але певні труднощі при діагностиці видів спричинені значною мінливістю морфометричних

ARTICLE HISTORY. Submitted 24 May 2023. Revised 04 March 2024. Published 29 June 2024

CITATION. Fedoronchuk M.M. 2024. A critical overview of species of the genus *Poa* (*Poaceae*) in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(3): 203–213. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.203>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2024

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2024

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

параметрів основних діагностичних ознак, зумовлених, зокрема, екологічними чинниками, а також здатністю багатьох видів до міжвидової гібридизації (Nannfeldt, 1941; Tzvelev, 2000; Nosov et al., 2015), що підтверджується молекулярно-філогенетичними дослідженнями (Gillespie et al., 2007, 2010; Nosov, Rodionov, 2008, Nosov et al., 2015). Метою нашої роботи є критична оцінка видового складу роду *Poa* флори України.

Матеріали та методи

Робота базується на опрацюванні гербарних колекцій, зокрема CWU, KW, LE, LW, LWS, матеріалах польових досліджень та аналізі літературних джерел та електронних ресурсів (Lavrenko, 1940; Opredelitel..., 1987; Pojarkova, 1965, 1977; Roshevits, 1934; Tzvelev, 1974a, 1974b; Olonova 2005; Valdés et al., 2009; Olonova et al., 2015; POWO, 2024, World Plants, 2024; etc.). Для кожного виду вказано його поширення, ценотична приуроченість, а також наведено таксономічні, номенклатурні чи хорологічні коментарі з акцентом на найбільш важливі діагностичні ознаки. Назви видів та їхні синоніми (у круглих дужках) наведені за абеткою, у квадратних дужках — альтернативно прийнятні на сьогодні назви. Межі територій (ботаніко-географічні райони України) наведені за геоботанічним районуванням (Priroda, 1985). Флористичне районування Українських Карпат наведено за В.І. Чопиком (Choryuk, 1969). В окремих випадках вказані також більш конкретні місцезростання.

Результати та обговорення

Poa alpina L. (*Poa alpina* L. subsp. *vivipara* (L.) Arcang.; *Poa alpina* L. var. *vivipara* L.; *Poa vivipara* (L.) Willd.).

Поширений в Карпатах у субальпійському та альпійському поясах, на луках (рідше нижче), де зростає в заростях щавельників, біля кошар, на задернованих і вологих місцях, глинистих ґрунтах, а також на гранітних і вапнякових скелях та розсипищах, біля потічків і нерідко разом з *P. pratensis* L. виступає домінантом на полонинах, формуючи лучно-альпійсько-тонконогові луки.

Голарктичний аркто-альпійський збірний вид, складається з великої кількості апоміктичних форм. Форму з живородними колосками з цибулиноподібними бруньками (цибулинками)

замість квіток в суцвітті М.М. Цвельов (Tzvelev, 1974a, 1974b) виділяє в окремий підвид — subsp. *vivipara* (L.) Arcang. (= *P. alpina* var. *vivipara* L.; = *P. vivipara* (L.) Willd.), який наводить також для Карпат (гора Близниця). Але така форма часто характерна і для інших видів роду, зокрема *P. bulbosa* L., що свідчить про недоцільність її виділення в окремий таксон підвидового чи видового рангу.

Poa angustifolia L. (*Poa angustifolia* L. f. *setacea* Holmg.; *Poa angustifolia* L. var. *strigosa* (Roth) DC.; *Poa pratensis* L. subsp. *angustifolia* (L.) Dumort.; *Poa pratensis* L. subsp. *angustifolia* (L.) Arcang., comb. superfl.; *Poa pratensis* L. subsp. *angustifolia* (L.) H. Lindb., comb. superfl.; *Poa pratensis* L. f. *filifolia* Zapal.; *Poa pratensis* L. var. *filifolia* Zapal.; *Poa pratensis* L. var. *filiformis* Zapal.; *Poa pratensis* L. f. *glauca* Zapal.; *Poa pratensis* L. var. *glaucescens* Zapal.; *Poa setacea* Hoffm.; *Poa strigosa* Hoffm.).

По всій Україні, включно з Кримом; зростає в степах, сухих дібровах, борах і суборах, у лісосмугах, на сухих і кам'янистих схилах.

Вид дуже близький до *P. pratensis* s. str. і деякими авторами (Tzvelev, 1974b) розглядається в його складі, або як окремий підвид, від якого відрізняється за екологією та морфологічно — вузькими (0,4–1,2(1,5) мм завш.), щетиноподібно вздовж стуленими пластинками прикореневих листків, які в одній дернині можуть дуже різнитися за довжиною. Мінливими є також щільність дернинок, густота волоті. В межах виду добре виділяються дві морфоекологічні групи рослин, які іноді трактуються як окремі форми або різновиди (Pojarkova, 1977). В першій (*Poa angustifolia* L. var. *strigosa* (Roth) DC.) листки вегетативних пагонів в основному закінчуються нижче середини стебла (рослини зростають переважно на відкритих місцях — глинистих схилах південної експозиції, кам'янистих відслоненнях), в другій групі рослин (*Poa angustifolia* L. f. *setacea* Holmg.) такі листки закінчуються на рівні суцвіття і вище (рослини зростають у сухих лісах, лісосмугах).

Poa annua L. (*Ochlopoa annua* (L.) H. Scholz; *Ochlopoa notabilis* (Chrtek & V. Jirásek) Tzvelev; *Poa annua* L. subsp. *notabilis* Chrtek & V. Jirásek).

Майже по всій території України, включно з Карпатами і Кримом, часто (в Лісостепу на вибитих вигонах нерідко утворює тимчасові угруповання), рідше — на півдні Степу (по долинах річок) та в Криму. Зростає переважно на

зволжених місцях по узбіччях доріг, вигонах, у населених пунктах, по берегах водойм, на луках, вирубках, яйлах, субальпійських луках і в криволісся Карпат, а також на полях, засмічених місцях. Утворює невеликі, зазвичай чисті зарості у вигляді плям різної форми. Рослини дуже варіюють за формою стебел (пряmostоячі чи повзучі), їхньою висотою, шириною та характером пластинки листка (пласкі або напівстуглені), щільністю волоті та кількістю квіток в колоску.

***Poa bulbosa* L.** (*Poa bulbosa* L. subsp. *vivipara* (Koeler) Arcang.; *Poa bulbosa* L. var. *vivipara* Koeler; *Poa bulbosa* L. subsp. *crispa* (Thuill.) Dumort.; *Poa crispa* Thuill.; *Poa pseudoconcinna* Schur).

В Лісостепу, Степу та Криму, рідше на Поліссі та в Карпатах, де зростає на відслоненнях різних порід, сухих луках, пісках, подах, у сухих борах і суборах, ялівцево-дубових лісах Криму, на яйлах, в полезахисних лісових смугах, по обочинах доріг, на перелогах, пасовищах і засмічених місцях.

Дуже варіює за характером опушення стебла під суцвіттям та піхов прикореневих листків, довжиною і шириною листків рослин, формою і розмірами волоті, інтенсивністю забарвлення антоціанами та ін. ознаками. Звичайною для території України є форма, у якої квітки у всіх або частини колосків перетворені у цибулиноподібні бруньки (маленькі цибулини), яку деякі автори, зокрема і Н.Н. Цвельов (Tzvelev, 1974a, 1974b) визнають за окремий підвид (subsp. *vivipara* (Koeler) Arcang.). Форма з невидозміненими колосками трапляється значно рідше.

***Poa chaixii* Vill.**

В Карпатах (у субальпійському поясі бере участь в утворенні справжніх та тонконогових лук, досить часто в криволіссях та нижній частині субальпійського пояса); нерідко вздовж потоків рік спускається в пояс ялинових лісів; зрідка трапляється на лісових галявинах, узліссях та вирубках гірських лісів. Від усіх інших видів роду відрізняється широкими листками, сплюснутими стеблами в нижній частині та гострокілюватими піхвами. Характерний карпатський вид.

***Poa compressa* L.**

По всій території країни більш-менш звичайно, крім півдня Степу. Трапляється зрідка по глинистих і кам'янистих схилах та відслоненнях, на пісках і щебенистих місцях з розрідженим рослинним покривом, при дорогах, у посівах, та в населених пунктах рівнинних і гірських

районів у складі трав'яної, лісової та рудеральної рослинності, де зростає у вигляді окремих куртинок. Дуже поліморфний вид. Значно варіює за густотою дернин, висотою і ступенем сплюсненості стебел та кількістю листків на них, формою листків та волоті, кількістю квіток у колосках, опушенням нижніх квіткових лусок, та іншими менш значущими ознаками, що дало підставу в межах виду описати чималу кількість різновидів без помітної географічної приуроченості. Проте легко відрізняється від інших видів дуже сплюсненим стеблом, наявністю довгих повзучих підземних пагонів і дещо однобокою волоттю з короткими гілочками.

***Poa egorovae* Tzvelev** (*Poa nemoralis* L. subsp. *carpatica* auct. non V. Jirásek: Tzvelev, 2009).

В Карпатах; зростає на кам'янистих відслоненнях у субальпійському та альпійському поясах. Східнокарпатський ендемік. Описаний Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 2009) з масиву Свидовець. Від найбільш близького *P. nemoralis* L. відрізняється лише незначними кількісними ознаками (дещо більшими колосками, колосковими і нижніми квітковими лусками, пухкішими волотями та густішими дернинками). Сумнівний вид, але наведений в цифрових базах даних з номенклатури видів (Valdés et al., 2009; POWO, 2024; World Plants, 2024). На думку Н.Н. Цвельова (Tzvelev, 2009), це карпатські популяції *P. nemoralis* з відкритих місцезростань, які заслуговують окремої видової назви, і є результатом давньої гібридизації між *P. nemoralis* і *P. janczewskii* Zapal. Імовірно, за Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 2009), до них відноситься назва *P. nemoralis* subsp. *carpatica* V. Jirásek, але цей підвид був описаний дуже стисло і без вказівок низки суттєвих ознак. Крім того, підвид *P. nemoralis* subsp. *carpatica* пізніше ототожнювався його автором з зовсім відмінним від нього видом *P. janczewskii*. Проте, Н.Н. Цвельов помилково відніс (хоч і з певним сумнівом) назву підвиду *P. nemoralis* subsp. *carpatica* V. Jirásek до синонімів *Poa egorovae* Tzvelev, оскільки це зовсім інший таксон, який нами розглядається як окремий вид *Poa janczewskii* Zapal. (див. нижче).

***Poa deylii* Chrtek & V. Jirásek** [*Poa granitica* Braun-Blanq. subsp. *disparillis* Nyár.] (*Poa cenisia* All. subsp. *granitica* (Braun-Blanq.) Borza var. *disparilis* (Nyár.) Borza; *Poa cenisia* All. var. *pietrosuana* Zapal.; *Poa huppenthalii* Racib. ex Pop., nom. nud.; *Poa granitica* auct. non Braun-Blanq.).

В Україні — в Карпатах (на скелях і гірських луках у альпійському і субальпійському поясах): Мармароський масив (г. Піп-Іван Мармароський), масиви Свидовець (г. Близниця) і Чорногора (вершини гір Ребра, Спиці, Менчул), зрідка. Ендемік Східних і Південних Карпат (Роднянські гори, гірські масиви Бучежі, Ретезат, Парінгулу, Годеану, Фагараш) (Klimern et al., 2016). У вітчизняній літературі раніше наводився також під назвою *Poa granitica* Braun-Blanq. (Poyarkova, 1965). Описаний за матеріалами, зібраними на горі Піп Іван Мармароський в Українських Карпатах. Східно- та південнокарпатська раса не тотожна з західнокарпатською, описаною Браун-Бланке з Високих Татр під назвою *Poa granitica* Braun-Blanq. і відрізняється від останньої малопомітним опушенням нижньої квіткової луски, характером і формою колоскових лусок тощо (Chopyk, 1976). Наразі (POWO, 2024) для України наводиться в ранзі двох підвидів *P. granitica* — типового (*P. granitica* subsp. *granitica*) і *P. granitica* subsp. *disparillis* Nyár., що є малоімовірним. У ранзі підвиду пріоритетною назвою східно- та південнокарпатських рослин є *Poa granitica* Braun-Blanq. subsp. *disparillis* Nyár. Вид значно варіює за довжиною і шириною листків рослин, забарвленням колосків й іншими ознаками. Частіше трапляються рослини з вузькими листками (до 2 мм завш.) і блідими (зеленими або іржасто-зеленими) колосками (var. *subcarpatica* V. Jirásek) і значно рідше з широкими (до 4–5 мм завш.) листками і строкатими колосками. Таксон близький до західноєвропейсько-середземноморського *Poa cenisia* All.

Poa hybrida Gaudin (*Poa chaxii* Vill. var. *hybrida* (Gaudin) Korsh.; *Poa sudetica* Haenke var. *hybrida* (Gaudin) Griseb.).

В Карпатах, дуже рідко (Чивчинські гори), де зростає на вологих кам'янистих місцях і скелях у гірських лісах і заходить у субальпійський пояс у смугу криволісся.

Poa humilis Ehrh. ex Hoffm. (*Poa czernajevii* Prokud.; *Poa irrigata* Lindm.; *Poa pratensis* L. subsp. *irrigata* (Lindm.) H. Lindb.; *Poa pratensis* L. var. *humilis* (Ehrh. ex Hoffm.) Spenn.; *Poa subcaerulea* Sm.).

В Правобережних районах України. Раніше для території країни у ранзі виду не наводився. Як *Poa pratensis* L. subsp. *irrigata* (Lindm.) H. Lindb., який зараз визнано за один із синонімів *P. humilis*, наводився Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 1974a, 1974b) для Карпатського і Західнодніпровського

флористичних районів, прийнятих у тогочасному районуванні (Tzvelev, 1974b). Вид поширений також у Західній, Центральній та Північній Європі (як занесений — на Далекому Сході та Північній Америці) (POWO, 2024), де зростає на болотах та болотистих луках, приморських і прирічкових пісках, при дорогах, у населених пунктах. Від *P. pratensis* L. s. str. відрізняється нижчим ростом (8–40 см заввиш.) та майже завжди поодинокими стеблами, пластинки листків, зазвичай, із сизим відтінком і більш-менш вздовж складені, меншою кількістю гілок у нижніх вузлах волоті (по 2–3, а не по (2)3–5), як у *P. pratensis*), а також коротшою (3–6 см завд.), малоколосковою волоттю (а не до 20 см завд., багатоколосковою, як у *P. pratensis* s. str.) та сизуватими колосками. Синонімом *P. humilis* є також *P. subcaerulea* Sm. (1802), куди С.К. Черепанов (Cherepanov, 1973), за правилом пріоритету, включив *P. irrigata* Lindm. (1905). Н.Н. Цвелев (Tzvelev, 1974a, 1974b) також визнав ці таксони (*P. subcaerulea* і *P. irrigata*) за один, але обидва, як вже частково згадувалося, він включив у синоніми *P. pratensis* subsp. *irrigata*.

Poa janczewskii Zapal. (*Poa carpatica* (V. Jirásek) Chopik; *Poa nemoralis* L. subsp. *carpatica* V. Jirásek; *Poa nemoralis* L. var. *carpatica* (V. Jirásek) Soó; *Poa nemoralis* L. var. *pocutica* Zapal.; *Poa balfourii* auct. non Parn.; *Poa granitica* auct. non Braun-Blanq., p. r.; *Poa palustris* auct. non L.).

В Карпатах (Бескиди і Низькі полонини, гора Пікуй, Горгани, Чорногорський хребет: гори Шурина, Туркул, Брескул) на кам'янистих відслоненнях та розсипах, у щілинах скель в субальпійському, рідше альпійському поясах, де рослина суцільного покриву не утворює, а зростає окремими куртинками. Високогірний (субальпійський) східнокарпатський ендемік. У вітчизняних флористичних зведеннях наводився під назвами *P. balfourii* Parn. (Poyarkova, 1965, 1977; Opredelitel..., 1987; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) або *P. carpatica* (V. Jirásek) Chopik (Chopyk, 1976). Морфологічно маломінливий вид, близький до *P. glauca* Vahl, *P. nemoralis* і *P. balfourii* Parn. (синонім типового *P. glauca*). Від високогірного євразійського *P. glauca*, відсутнього на території України, відрізняється дещо вищим розміщенням верхнього вузла стебла (на рівні 1/3–1/4, а не 1/4–1/6 його нижньої частини), більш стиснутою волоттю з слабкошорсткими до майже гладких гілочками (а не шорсткими,

дуже відхиленими під час цвітіння); від *P. nemoralis* — нижчими, товстуватими, іноді трохи сплюснутими стеблами (у *P. nemoralis* стебла тонкі, циліндричні), менш відхиленими від стебла листками, довшими язичками листків (0,6–1,3 мм, а не 0,1–0,5 мм завд.), коротшою (до 7,5 см, а не 15(20) см завд.) та більш стиснутою волоттю, довшими нижніми квітковими лусками (3,5–4,0 мм, а не 2,2–3,5 мм завд.). Віднесення *P. janczewskii* Zapał. у синоніми *P. palustris* L. (POWO, 2024; World Plants, 2024) є явною помилкою, оскільки види суттєво відрізняються не тільки морфологічно, а й екологічно (*P. janczewskii* зростає на кам'янистих відслоненнях в субальпійському, рідше альпійському поясі Карпат, тоді як *P. palustris* — на заплавах, луках, болотах, по берегах водойм, у заплавах лісах, рідше на вирубах і в лісостугах майже по всій території України). Н.Н. Цвельов (Tzvelev, 2009) вважає, що *P. janczewskii* імовірно походить від гібридизації популяцій *P. glauca*, які проникли в Східні Карпати під час зледеніння плейстоцену з карпатським видом *P. deylli* Chrtek & V. Jirásek.

Poa klokovii Tzvelev

На півдні Степу (в пониженнях, що впадають у Чорне море), де зростає на вогких, дещо солонцюватих місцях плавнів і заплавах лук. Вид описаний Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 2009) з пониження р. Дністра і є дуже близьким до *P. palustris* s. str., якого заміщує на південній межі поширення цього виду в смузі сухих степів у межах Східної Європи від низин Дністра до пониження р. Урал. Від типового *P. palustris* відрізняється дуже дрібними чисельними колосками з коротшими нижніми квітковими лусками 1,7–2,2 мм (а не 2,3–3,2) мм завд. Якої-небудь клінальної мінливості, за автором виду, не спостерігається. Видовий статус таксону сумнівний. Можливо, це лише екологічна форма, якій, як і у випадку з *P. egorovae*, Н.Н. Цвельов надав ранг виду. Вид визнаний в сучасних цифрових базах даних (Valdés et al., 2009; POWO, 2024, World Plants, 2024), проте для України там не вказується, а лише для сходу європейської частини РФ. Це, на нашу думку, є явною помилкою, оскільки вид описаний з пониження Дністра, а його голотипом, що зберігається в Санкт-Петербурзі (LE) обрано гербарний зразок Й.К. Пачоського, зібраного з плавнів поблизу с. Яськи Одеської області (колишньої Херсонської губернії) (за протологом: "Herbarium florum chersonensis, vallis inundata fl.

Dnestr prope pag. Jasski, 23.V 1905, I. Paczoski". — Голотип: "Гербарий Херсонской флоры, плавни Днестра близ сел. Яски, 23.V 1905, И. Пачосский" (LE).

Poa longifolia Trin. (*Poa longifolia* Trin. subsp. *fagetorum* (P.A. Smirn.) Tzvelev; *Poa fagetorum* P.A. Smirn.).

В Гірському Криму, на яйлах (особливо в пониженнях місцях, де може домінувати в трав'яному покриві), в негустих грабово-букових і букових лісах верхнього гірського поясу, на галявинах та узліссях, часто. Кримські рослини дещо відрізняються від типових, описаних з Кавказу, шершавими знизу по середній жилці листковими пластинками, але цього недостатньо для надання їм таксономічного статусу виду (*Poa fagetorum* P.A. Smirn.) чи підвиду (*Poa longifolia* Trin. subsp. *fagetorum* (P.A. Smirn.) Tzvelev). Тим паче, що за О.М. Поярковою (Poyarkova, 1977) ознаки, які наведені П.А. Смирновим для *P. fagetorum*, як відмінні від типового *P. longifolia* Trin., мають місце і в кавказьких зразках *P. longifolia* (піхви вегетативних пагонів у тих і інших бліді, густо оберненошипикуваті, листки в з'єднаннях голі, пластинки вузькі, довжина листків в середньому однакова і т. д.). Тому вона не бачить ніяких підстав для виділення кримських зразків в окремий вид. Не визнано *Poa fagetorum* (*Poa longifolia* subsp. *fagetorum*) і в цитованих цифрових вищих базах даних (Valdés et al., 2009; POWO, 2024; World Plants, 2024).

Poa nemoralis L. (*Poa hypanica* Prokud.; *Poa nemoralis* L. var. *bistricensis* Zapał.; *Poa nemoralis* L. var. *carpatica* V. Jirásek; *Poa nemoralis* L. subsp. *hypanica* (Prokud.) Tzvelev; *Poa nemoralis* L. var. *pocutica* Zapał.).

В Карпатах, на Поліссі, в Лісостепу, Лівобережному Степу (крім крайнього півдня Степу) та в Гірському Криму звичайно. Зростає в широколистяних, мішаних та соснових лісах, серед чагарників, на лісових галявинах, вирубах та вітровалах, на кам'янистих відслоненнях, доходючи до субальпійського поясу в Карпатах та на яйлах в Криму і є досить звичайним в трав'яному покриві, бере участь у формуванні багатьох рослинних асоціацій, в яких нерідко виступає домінантом або субдомінантом (Pojarkova, 1977; Dubyna et al., 2009). Вид морфологічно близький до *P. palustris*, від якого відрізняється відсутністю або наявністю лише небагатьох звивистих волоконців на калюсі нижніх квіткових лусок

(у *P. palustris* нижні квіткові луски з добре розвиненим пучком довгих звивистих волоконць на калюсі). Синонімом *P. nemoralis* L. є *P. hypanica* Prokud., за який приймали рослини, які відрізняються від типових *P. nemoralis* дещо меншими колосками (2,5–3,0 мм завд.) з голою віссю (у *P. nemoralis* s. str. колоски 3–5 мм завд., з коротковолосистою віссю) та нижче розміщеним ніж в попереднього виду верхнім вузлом стебла (поблизу його середини). Наявність перехідних форм між названими таксонами дає підстави сумніватися у видовому статусі *P. hypanica*, а за свідченням О.М. Пояркової (Poyarkova, 1965, 1977), опушення осі колоска у *P. nemoralis* не завжди виражено. Не виключено, що це — *P. nemoralis* L. var. *coarctata* Haller f. ex Gaudin, наведений Є.М. Лавренком у "Флорі УРСР" (Lavrenko, 1940), що зростає на гранітних та пісковикових скелях. Рослини *P. nemoralis* дуже мінливі за формою стебел та їхнім опушенням, характером листків (шириною, щільністю, іноді проявляється згорнутість), опушенням піхов листків, формою і розмірами волоті, кількістю колосків і квіток в колосках, опушенням нижніх квіткових лусок та іншими менш значущими ознаками які, проте, не мають певної географічної приуроченості, а зумовлені екологічними умовами місцезростань (освітленням, характером субстрату, висотою місцезростань над рівнем моря тощо). В цілому, для виду характерні гладкі по всій довжині стебла з дуже розставленими вузлами, з яких верхній завжди розміщений вище середини стебла, завжди гладкі піхви, листові пластинки дуже відхилені від стебла, дуже короткі язички листків (0,1–0,5 мм завд.), волосиста вісь колоска, досить вузькі нижні квіткові луски (2,2–3,5 мм завд.) з невеликим пучком довгих звивистих волоконць при основі. Виділені в межах *P. nemoralis* різновиди з чисельними перехідними формами та часто без географічної приуроченості не дають підстав розглядати їх у ранзі окремих таксонів. Зокрема, Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 2009) у межах виду з території України виділено два різновиди, які більш-менш приурочені до певних екоотопів: var. *porovii* Tzvelev (описано з с. Подгор'яни, окол. Мукачєва, наведено як ендемічний різновид для андезитових відслонень Карпат) — від типового різновиду рослини відрізняються повною або майже повною відсутністю пучка довгих волоконць на калюсі нижніх квіткових лусок;

з гранітних відслонень околиць Житомира — var. *zhitomirica* Tzvelev, який від попереднього відрізняється коротшими нижніми квітковими лусками (близько 2,5 мм завд.) та слабкошорсткими під вузлами стеблами.

Poa paczoskii Tzvelev (*Poa sterilis* auct. non M. Bieb., p. p.).

В Причорномор'ї; зростає на степових ділянках. Таксономічний статус сумнівний, хоча й визнається в цитованих базах даних (Valdés et al., 2009; POWO, 2024; World Plants, 2024). Описаний Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 2009) з околиць Херсона. Від близького *P. sterilis* M. Bieb., з якого він виділений, відрізняється голою віссю колоска та найвищим вузлом стебла, розміщеним поблизу його середини й схованим під піхвою, а від *P. versicolor* Besser (= *P. erythropoda* Klokov) — вище розміщеним найвищим вузлом і сизувато-зеленим забарвленням всієї рослини. За автором, є ендеміком придніпровського Причорномор'я, й до нього, ймовірно, належать вказівки *P. sterilis* для Херсонської області.

Poa palustris L. (*Poa fertilis* Host; *Poa palustris* L. subsp. *volhynensis* (Klokov) Tzvelev; *Poa pinetorum* Klokov, nom. inval. (descr. ukr.); *Poa serotina* Ehrh. ex Hoffm.; *Poa turfosa* auct. non Litv.; *Poa volhynensis* Klokov).

По всій території України, крім Криму. Зростає на сирих, заплавлених і заболочених луках, у заплавлених лісах, на болотах, по берегах вододій, зрідка на вирубках, у штучних лісових насадженнях із близьким заляганням ґрунтових вод, витримуючи тривале затоплення. Рослини дуже варіюють за формою та опушенням стебел й піхов листків, густотою волоті, кількістю колосків і квіток у них та іншими ознаками які, проте, не мають таксономічного значення. Від такого ж широко поширеного і морфологічно подібного, але екологічно відмінного *Poa nemoralis* відрізняється довшими язичками листків (0,6)1,2–4(6) (а не 0,1–0,5) мм завд.), голою віссю колосків (у *P. nemoralis* вона коротко опушена), нерідко шорсткими під нижніми вузлами стеблами та часто розміщеним близько середини стебла найвищим вузлом (у *P. nemoralis* стебла гладенькі по всій довжині, з дуже розставленими вузлами, з яких найвищий завжди розміщений у верхній третині стебла). Синонімом *P. palustris* є *P. volhynensis*, описаний М.В. Клоковим з Житомирських лісів, який наводився у вітчизняній літературі (Poyarkova, 1977, Oprelidelitel...,

1987, Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) як самостійний вид. За *P. volhynensis* Klokov приймають рослини, які від типових *P. palustris* відрізняються майже повною відсутністю пучка довгих звивистих волоконців при основі нижніх квіткових лусок і малоколосою волоттю. Не виключено, що це екологічна форма *P. palustris*, характерна для вологих і затінених місцезростань. Це підтверджується приміткою Н.Н. Цвельова (Tzvelev, 1974b), де він пише, що зразки цього підвиду (у 1974 р. він його розглядає як підвид — *P. nemoralis* L. subsp. *volhynensis* (Klokov) Tzvelev) легко відрізняються від екземплярів типового підвиду (*P. nemoralis* L. subsp. *nemoralis*) довгими малоколосковими гілочками волоті і добре помітними проміжними жилками на нижніх квіткових лусках, однак не виключено, що ці відміни є лише наслідком зростання в умовах більшого зволоження і затінення. Синонімом *P. palustris* є також *P. turfosa* auct. fl. ucr., non Litv., який помилково наводився для Карпат, Полісся, лісів Передкарпаття та північної частини Лісостепу (Opredelitel..., 1987; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Onyshchenko et al., 2022), за який приймали рослини, в яких нижні квіткові луски 2,8–3,6 мм завд., лише з небагатьма звивистими волоконцями на калюсі (у типових *P. palustris* нижні квіткові луски 2,3–3,2 мм завд., з невеликим, але добре розвиненим пучком довгих звивистих волоконців на калюсі). Типовий *P. turfosa* Litv. (*P. pratensis* L. subsp. *turfosa* (Litv.) Vorosch.) поширений в країнах Балтії та центрально- і північноєвропейській частині Російської Федерації і в Україну не заходить.

***Poa pratensis* L. [*P. pratensis* L. subsp. *pratensis*].**

По всій території України, звичайно, на півдні в Степу — рідше (по долинах річок). В Карпатах зростає на луках, галявинах, узліссях, болотах (березових, дернистоосоково-гіпнових, осокових), у субальпійському поясі (разом з *Poa alpina* утворює тонконогові луки на невеликих ділянках біля стійбищ тварин і на пасовищах); в Криму зростає в рівнинних і гірських листяних та соснових лісах (домінує в злаково-різнотравних угрупованнях сосняків), на яйлах; часто трапляється по узбіччях доріг, надаючи перевагу помірно зволуженим ґрунтам. Від близького *P. angustifolia* L. (який іноді трактується як *P. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (L.) Dumort.) відрізняється не тільки морфологічно, а й екологічно (*P. angustifolia* приурочений в горах до сухих

місць нижчих місцезростань і в субальпійський пояс не заходить).

***Poa rehmannii* (Asch. & Graebn.) K. Richt. (*Poa nemoralis* L. subsp. *rehmannii* Asch. & Graebn.; *Poa anceps* Rehmann 1873, non Forst. 1786).**

В Карпатах, дуже рідко: наводиться для Чорногори (між с. Бистрець і смт Верховина) (збори Гіршфельда, 1927 р., LW) та Чивчин: хребет Чорний Діл, де локалітети досить чисельні, але займають невеликі ділянки. Вузьколокальний східнокарпатський ендемічний вид. В Україні охороняється як "рідкісний" вид (<https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#n17>).

***Poa remota* Foeselles (*Poa chaixii* Vill. subsp. *remota* (Forselles) K. Richt.; *Poa chaixii* Vill. var. *remota* (Forselles) Jess.; *Poa sudetica* Haenke subsp. *remota* (Forselles) Nyman; *Poa sudetica* Haenke var. *remota* (Forselles) Fr.; *Poa sudetica* auct. non Haenke).**

В Карпатах, на Поліссі, в Лісостепу, спорадично, де зростає в тінистих, вологих листяних лісах та узліссях, іноді на заболочених луках, уздовж потічків (але в утворенні трав'яного покриву значної участі не бере); а також дуже рідко на півночі Степу.

***Poa sterilis* M. Bieb. (*Poa biebersteinii* H.N. Pojark.; *Poa sterilis* M. Bieb. subsp. *biebersteinii* (H.N. Pojark.) Tzvelev; *Poa sterilis* M. Bieb. var. *bodrakense* Tzvelev; *Poa sterilis* M. Bieb. var. *juzepczukii* Tzvelev; *Poa rupestris* M. Bieb. ex C.A. Mey., nom. illeg.).**

В Гірському та Південному Криму, звичайно, де росте на кам'янистих відслоненнях і скелях, у сухих світлих лісах, на яйлах; рідше в Передгір'ях Криму, Кримському Лісостепу та Кримському Степу, а також в Степу (в пониззі Дніпра, по річках Міусу і Кринці). Морфологічно мінливий вид. Як і *P. nemoralis*, типовий *Poa sterilis* має густоволосисту вісь колоска і дуже відхилені від стебла пластинки листків, але відрізняється трохи довшими нижніми квітковими лусками (3,2–4,0 мм, а не 2,2–3,5 мм завд.) без пучка довгих звивистих волоконців при їхній основі, більш-менш шорсткими під волоттю та вузлами стеблами, нижче розміщеним найвищим стебловим вузлом (у нижній, а не у верхній третині стебла) та довшими язичками листків (0,5–1,5 мм, а не 0,1–0,5 мм завд.). Синонімом *Poa sterilis* є *P. biebersteinii* H.N. Pojark. За останній приймали рослини, які від типових *P. sterilis* відрізняються розлогою, багатоквітковою волоттю з довгими гілочками, розміщеними по

3–5 (а не по 2–3) в нижніх вузлах, наявністю невеликого пучка довгих звивистих волоконцець при основі нижньої квіткової луски та менш шорстким стеблом з найвищим вузлом, розміщеним поблизу його середини. Н.Н. Цвельовим (Tzvelev, 2009) з Криму описані два різновиди — *P. sterilis* var. *bodrakense* Tzvelev (рослини синювато-зеленкуваті; нижні квіткові луски в нижній частині між жилками коротковолосисті) та var. *juzepczukii* Tzvelev (волоті широко розлогі; найвищий вузол стебла розміщений неподалік його середини). За О.М. Поярковою (Poyarkova, 1965), переважна більшість вказівок про зростання *P. sterilis* на півдні країни стосується *P. versicolor* s. l.

?*Poa supina* Schrad. (*Ochlopoa supina* (Schrad.) H. Scholz & Valdés; *Poa annua* L. subsp. *supina* (Schrad.) Link).

Наводиться для Карпат (Tzvelev, 1974b; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; POWO, 2024; World Plants, 2024), можливо помилково, замість *P. annua*, від якого відрізняється меншим числом жилок на нижній квітковій лусці (3, а не 5, як у *P. annua*), довшими пиляками (1,2–1,7 мм завд., а не 0,6–1,1 мм, як у *P. annua*), та іншим диплоїдним набором хромосом ($2n = 14$, у *P. annua* $2n = 28$) (Tzvelev 1974b).

Poa × *taurica* H.N. Pojark. (*Poa compressa* L. × *Poa pannonica* A. Kern. (?*P. sterilis* M. Bieb.).

В Криму (в горах та на Південному березі Криму), зрідка, зростає на кам'янистих схилах і скелях у соснових, ялівцевих, а також у світлих та сухих дубових лісах, серед чагарників у нижньому гірському поясі. Кримський ендемік гібридогенного походження. В Україні охороняється зі статусом "недостатньо відомий" (<https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21#n17>). Від близького *P. compressa* відрізняється шорсткими стеблами та дещо більшими нижніми квітковими лусками (2,5–4,0 мм, а не 2,0–2,5(3) мм завд.). На думку М.М. Цвельова (Tzvelev, 1974b), *P. taurica* є, ймовірно, видом давнього гібридогенного походження (*P. compressa* × *P. sterilis*).

Poa trivialis L. (*Poa sylvicola* Guss.; *Poa trivialis* L. subsp. *sylvicola* (Guss.) H. Lindb.).

Звичайно по всій території України, включно з Кримом. Зростає на заплавах, частково мокрих луках і полонинах (де іноді домінує та співдомінує), на болотах, по берегах водойм, узліссях, у заплавах лісах, вільшняках, на вирубках; іноді як бур'ян. Рослини дуже варіюють

за довжиною і шириною листків, опушенням стебел та піхов листків, розмірами і формою волоті, кількістю квіток у колоску та їхнім забарвленням, формою колоскових і квіткових лусок та іншими ознаками. У вітчизняній літературі вид наводився під двома назвами: *P. trivialis* L. і *P. sylvicola* Guss. Рослини останнього можуть відрізнятися (але не завжди) лише потовщеними міжвузлями кореневищ, розділеними глибокими перетяжками.

Poa ursina Velen. (*P. media* Schur, nom. illeg.; *P. laxa* auct. non Haenke).

В Карпатах: хребет Мармарош (гори Зебран, Піп-Іван Мармароський), де зростає на гірських луках, кам'янистих схилах та скелях у верхньому гірському поясі, дуже рідко (це єдині, відомі на сьогодні місцезростання в Українських Карпатах). Найближчим місцезростанням є Роднянські гори (загальний ареал виду — Східні й Південні Карпати, Балканські гори — карпато-балканський високогірний (альпійський) ендемік). В літературі вид раніше наводився одночасно під двома назвами: як *P. laxa* Haenke (*P. tremula* Schur) і *P. media* Schur, nom. illeg. (Poyarkova, 1965) або лише як *P. media* Schur (Tzvelev, 1974b; Chopyk, 1976; Poyarkova, 1977; Oprelitel..., 1987; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). За О.М. Поярковою (Poyarkova, 1965) *P. laxa* відрізняється від *P. media* (в нашому розумінні *Poa ursina* Velen.) наявністю пучка волоконцець при основі нижньої квіткової луски і часто пониклою на верхівці волоттю і, вона відмічала, що в гербаріях вона таких рослин не бачила. Після О.М. Пояркової (Poyarkova, 1965) ніхто більше *P. laxa* не наводив. На сьогодні встановлено, що *P. laxa* поширений лише в горах Середньої та Південної Європи і в Україну не заходить (Valdés et al., 2009; POWO, 2024; World Plants, 2024).

Poa versicolor Besser (*Poa erythropoda* Klokov; *Poa nemoralis* L. subsp. *podolica* Asch. & Graebn.; *Poa podolica* (Asch. & Graebn.) Błocki ex Zapal.; *Poa polonica* Błocki; *Poa stepposa* (Krylov) Roshev.; *Poa sterilis* M. Bieb. var. *versicolor* (Besser) Griseb.; *Poa sterilis* M. Bieb. subsp. *versicolor* (Besser) Asch. & Graebn.; *Poa sterilis* M. Bieb. subsp. *versicolor* Besser rasse *polonica* Asch. & Graebn.; *Poa versicolor* Besser subsp. *erythropoda* (Klokov) Tzvelev; *Poa versicolor* Besser *stepposa* (Krylov) Tzvelev).

В Західному Лісостепу (по р. Дністер і його притоках, заходить також в Прикарпатські ліси), поодинокі місцезнаходження в

Лівобережному Лісостепу і Степу, де зростає на вапнякових і гіпсових відслоненнях, степових, часто кам'янистих схилах, серед чагарників, зрідка в розріджених лісах з виходами вапняку. Морфологічно мінливий вид (дуже варіює за розмірами колосків, формою волоті, розміщенням на стеблі верхніх стеблових вузлів та ін. ознаками). У вітчизняній літературі вид наводився під різними назвами (див. синоніміку). За *P. erythropoda* Клоков, описаного з Стрільцівського Степу Луганської області, визнавали рослини, які від типового *P. versicolor* відрізняються дещо меншими колосками (3,5–5,0(6,0), а не (4,0)4,5–7,5(9,0) мм завд.) та нижніми приквітковими лусками з майже непомітними проміжними жилками. За *P. podolica* (Asch. & Graebn.) Блоскі ex Запал. приймали рослини, які від типового *P. versicolor* s. str. відрізняються лише більш розлогою волоттю і розміщенням найвищих стеблових вузлів вище середини стебел (у *P. versicolor* s. str. верхній вузол розміщений на рівні нижньої третини стебла), чим наближається до *P. nemoralis* L., куди, як підвид, і відносили його деякі автори. Але, як і типовий *P. versicolor*, *P. podolica* має шорсткі стебла та піхви і великі нижні квіткові луски (3,4–3,8 мм завд.) з розвиненим пучком довгих звивистих волоконць при їхній основі (у *P. nemoralis* стебла гладенькі по всій довжині, нижні квіткові луски 2,2–3,5 мм завд., при основі з невеликим пучком довгих звивистих волоконць). Сумнівний видовий статус *P. podolica* визнав навіть М.В. Клоков, який за О.М. Поярковою (Poyarkova, 1965) висловив думку, що вид належить до *P. versicolor*. Синонімом *P. versicolor* є також *P. polonica* Блоскі, за який приймали рослини, які від типового *P. versicolor* відрізняються лише дуже шорсткими стеблами з найвищими вузлами, розміщеними близько їхньої основи, що не виступають з дуже шорстких піхов та густішими волоттями. Як зауважує О.М. Пояркова (Poyarkova, 1965), основна відзнака *P. polonica* від *P. versicolor* — малий розмір колосків (3,5–5,0(6,0) мм завд., у типового *P. versicolor* — 4,5–7,5 (9,0) мм завд.) — спростовується самими автентичними зразками

Б. Блоцького, які мають дозрілі колоски 4,5–7,5 мм завд. Малі розміри колосків (3,5–5,0(6,0) мм завд.) характерні також для рослин, які наводилися як *P. stepposa* (Krylov) Roshev.

Висновки

Таким чином, на сьогодні в Україні представлені 25 видів роду *Poa*, серед яких деякі раніше не наводилися у вітчизняних джерелах (*P. egorovae*, *P. humilis*, *P. klokovii*, *P. paczoskii*), або наводилися під іншими назвами: *P. balfourii* (замість *P. janczewskii*), *P. media* і *P. laxa* (замість *P. ursina*). Зарухування *P. janczewskii* Запал. (= *P. carpatica*) у синоніми *P. palustris* є явною помилкою, оскільки види суттєво відрізняються не лише морфологічно, а й екологічно. Низка видових назв розглядаються як синоніми визнаних видів: *P. sterilis* (incl. *P. biebersteinii*), *P. versicolor* (синоніми *P. erythropoda*, *P. podolica*, *P. polonica*, *P. stepposa*), *P. longifolia* (*P. fagetorum*), *P. nemoralis* (*P. hypanica*), *P. trivialis* (*P. sylvicola*), *P. palustris* (*P. volhynensis*, *P. turfosa* auct.). Сумнівними видами залишаються: *P. egorovae* (описаний з Карпат (Свидовець) на основі карпатських популяцій *P. nemoralis* з відкритих місцезростань), *P. supina* (наводиться лише за літературними даними для Карпат, можливо помилково, замість *P. annua*), *P. klokovii* (можливо це лише екологічна відміна *P. palustris* якій, як і *P. egorovae*, надано ранг виду).

Подяки

Автор висловлює щирі подяки чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну за консультації та цінні поради при написанні статті.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автор повідомляє про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

М.М. Федорончук:  <https://orcid.org/0000-0002-8653-0904>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Cherepanov S.K. 1973. *Additamenta et corrigenda ad "Floram URSS"* (tomi I–XXX). Leningrad: Nauka, 667 pp. [Черепанов С.К. 1973. *Свод дополнений и изменений к "Флоре СССР"* (тт. I–XXX). Ленинград: Наука, 667 с.].
- Chorpyk V.I. 1976. *Vysokohirna flora Ukrainskykh Karpat*. Kyiv: Naukova Dumka, 270 pp. [Чопик В.І. 1976. *Високогірна флора Українських Карпат*. Київ: Наукова думка, 270 с.].
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Yemelyanova S.M., Bahrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Hapon S.V., Hapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzkyi T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsaylo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Shelyah-Sosonko Yu.R., Yakushenko D.M. 2019. *Prodromus roslynnosti Ukrainy*. Eds. D.V. Dubyna, T.P. Dzyuba. Kyiv: Naukova Dumka, 784 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Ємельянова С.М., Багрікова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецький Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Коніщук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. *Продромус рослинності України*. Ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 784 с.].
- Gillespie L.J., Archambault A., Soreng R.J. 2007. Phylogeny of *Poa* (*Poaceae*) based on *trnT-trnF* sequence data: major clades and basal relationships. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 23: 363–377.
- Gillespie L.J., Soreng R.J., Paradis M., Bull R.D. 2010. Phylogeny and reticulation in subtribe *Poinae* and related subtribes (*Poaceae*) based on nrITS, ETS, and *trnTLF* data. In: *Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons*. Eds. O. Seberg, D. Petersen, A.S. Barford, J.I. Devis. Aarhus, Denmark: Aarhus University Press, pp. 589–618.
- Kliment J., Turis P., Janišová M. 2016. Taxa of vascular plants endemic to the Carpathian Mts. *Preslia*, 88(1): 19–76.
- Lavrenko E.M. 1940. *Poa*. In: *Flora RSS Ucr*. Vol. 2. Editio AS RSS Ucr., Kiiviae (Kyiv): 240–258. [Лавренко Е.М. 1940. *Poa*. В кн.: *Флора УРСР*. Т. 2. Видавництво АН УРСР, Київ: 240–258].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kyiv, xxiii + 345 p. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Nannfeldt J.A. 1941. On the polymorphy of *Poa arctica* R. Br. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, 4(4): 1–85.
- Nosov N.N., Rodionov A.V. 2008. Molecular-phylogenetic study of relationships between members of genus *Poa* (*Poaceae*). *Botanical Journal*, 93(12): 1919–1936. [Носов Н.Н., Родионов А.В. 2008. Молекулярно-филогенетическое изучение взаимоотношений между представителями рода *Poa* (*Poaceae*). *Ботанический журнал*, 93(12): 1919–1936].
- Nosov N.N., Punina E.O., Machs E.M., Rodionov A.V. 2015. Interspecies hybridization in the origin of plant species from the example of the genus *Poa* sensu lato. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 135(1): 21–39. [Носов Н.Н., Пунина Е.О., Мачс Э.М. 2015. Межвидовая гибридизация в происхождении видов растений на примере рода *Poa* sensu lato. *Успехи современной биологии*, 135(1): 21–39].
- Olonova M.V. 2005. On the variation of the main characters in the Siberian xerophilous species *Poa* of the section *Stenopoa* (*Poaceae*). *Botanical Journal*, 90(7): 1034–1045. [Олонова М.В. 2005. О варьировании основных признаков у сибирских ксерофильных видов *Poa* секции *Stenopoa* (*Poaceae*). *Ботанический журнал*, 90(7): 1034–1045].
- Olonova M.V., Mezina N.S., Shipova V.D. 2015. Morphological study on hybridogenous complex *Poa palustris* × *nemoralis* (*Poaceae*) in Middle Ural. *Turczaninowia*, 18(4): 116–127. [Олонова М.В., Мезина Н.С., Шипова В.Д. 2015. Морфологические исследования гибридного комплекса *Poa palustris* × *nemoralis* (*Poaceae*) на Среднем Урале. *Turczaninowia*, 18(4): 116–127]. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.4.15>
- Onyshchenko V.A., Mosyakin S.L., Korotchenko I.A., Danylyk I.M., Burlaka M.D., Fedoronchuk M.M., Chorney I.I., Kish R.Ya., Olshanskyi I.H., Shiyani N.M., Zhygalova S.L., Tymchenko I.A., Kolomiychuk V.P., Novikov A.V., Boiko G.V., Shevera M.V., Protoporova V.V. 2022. *IUCN Red List categories of vascular plant species of the Ukrainian flora*. Ed. V.A. Onyshchenko. Kyiv: FOP Hulieva V.M., 198 pp.
- Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. 1987. Ed. Yu.N. Prokudin. Kyiv: Naukova Dumka, 547 pp. [Определитель высших растений Украины. 1987. Ред. Ю.Н. Прокудин. Киев: Наукова думка, 547 с.].
- Poyarkova O.M. 1965. *Poa*. In: *Vyznachnyk Roslyn Ukrainy*. Kyiv: Urozhai, pp. 89–92. [Пояркова О.М. 1965. *Poa*. В кн.: *Визначник рослин України*. Київ: Урожай, с. 89–92].
- Poyarkova O.M. 1977. *Poa*. In: *Zlaky Ukrainy*. Ed. Yu.N. Prokudin. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 332–360. [Пояркова Е.Н. 1977. *Poa*. В кн.: *Злаки України*. Ред. Ю.Н. Прокудин. Киев: Наукова думка, с. 332–360].
- POWO. 2024–onward. *Plants of the World Online*. Available at: <https://powo.science.kew.org/> (Accessed 15 April 2023 and 28 May 2024).
- Priroda Ukrainskoi SSR. Rastitelnyi mir*. 1985. Kyiv: Naukova Dumka, 208 pp. [Природа Украинской ССР. Растительный мир. 1985. Киев: Наукова думка, 208 с.].
- Roshevits R.Yu. 1934. *Poa*. In: *Flora URSS*. Vol. 2. Eds. R.Yu. Roshevits, B.K. Shyshkin. Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR, pp. 366–426. [Рожевиц Р.Ю. 1934. *Poa*. В кн.: *Флора СССР*. Т. 2. Ред. Р.Ю. Рожевиц, Б.К. Шишкин. Ленинград: Издательство АН СССР, с. 366–426].
- Soreng R.J. 2007. *Poa*. In: *Flora of North America Editorial Committee (eds.). Flora of North America North of Mexico*. Vol. 24. New York; Oxford: Oxford University Press, pp. 486–601.

- Soreng R.J., Bull R.D., Gillespie L.J. 2010. Phylogeny and reticulation in *Poa* based on plastid *trnTLF* and nrITS sequences with attention to diploids. In: *Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons*. Eds. O. Seberg, D. Petersen, A.S. Barford, J.I. Devis. Aarhus, Denmark: Aarhus University Press, pp. 619–643.
- Tzvelev N.N. 1974a. The genera *Poa* L. in URSS. *Novitates systematicae plantarum vascularium*, 11: 24–41. [Цвелев Н.Н. 1974a. Род *Poa* L. в СССР. *Новости систематики высших растений*, 11: 24–41].
- Tzvelev N.N. 1974b. *Poa*. In: *Flora Partis Europaeae URSS*. Vol. 1. Ed. An.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, pp. 276–291. [Цвелев Н.Н. 1974b. *Poa*. В кн.: *Флора европейской части СССР*. Т. 1. Ред. Ан.А. Федоров. Ленинград: Наука, с. 276–291].
- Tzvelev N.N. 2000. On the significance of hybridization in the evolution of higher plants. *Embryology of flowering plants (terminology and concepts)*. Vol. 3. St.-Petersburg: Peace and Family, pp. 137–141. [Цвелев Н.Н. 2000. О значении гибридизации в эволюции высших растений. *Эмбриология цветковых растений (терминология и концепции)*. Т. 3. СПб: Мир и семья, с. 137–141].
- Tzvelev N.N. 2009. On species of the genus *Poa* L. section *Stenopoa* Dumort. (*Poaceae*) in the Eastern Europe. *Novitates systematicae plantarum vascularium*, 41: 18–52. [Цвелев Н.Н. 2009. О видах секции *Stenopoa* Dumort. рода мятлик (*Poa* L., *Poaceae*) в Восточной Европе. *Новости систематики высших растений*, 41: 18–52].
- Valdés B., Scholz H., Raab-Straube E. von, Parolly G. 2009. *Poa*. In: *Euro+Med Plantbase — the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity*. Available at: https://www.europlusmed.org/cdm_dataportal/taxon/e4b23407-ae2-4e09-904f-33f3f808fe38 (Accessed 15 April 2023 and 28 May 2024).
- World Plants. 2024–onward. *A complete, synonymic checklist of the Higher Plants of the World*. Available at: <https://www.worldplants.de/world-plants-complete-list/complete-plant-list> (Accessed 15 April 2023 and 28 May 2024).

A critical overview of species of the genus *Poa* (*Poaceae*) in the flora of Ukraine

M.M. FEDORONCHUK

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

Abstract. A brief synopsis of the genus *Poa* in the flora of Ukraine is presented, which includes 25 species, including those previously not reported in Ukrainian literature (*P. egorovae*, *P. humilis*, *P. klovovii*, *P. paczoskii*) or reported under other names: *P. balfourii* (instead of *P. janczewskii*), *P. media* and *P. laxa* (instead of *P. ursina*). A number of species-rank names are reduced to synonyms: *P. biebersteinii*, *P. erythropoda*, *P. podolica*, *P. polonica*, *P. stepposa*, *P. fagatorium*, *P. hypanica*, *P. sylvicola*, *P. vollhynensis*, *P. turfosa* auct. The species *P. egorovae*, *P. supina* remain taxonomically doubtful. The electronic online databases for Ukraine do not recognize *Poa klovovii*, which, however, merits recognition as a species.

Keywords: coenotic timing, diagnostic features, distribution, ecology, herbarium collections, morphology, synonym, taxon, Ukraine



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.214>

RESEARCH ARTICLE

Species of the genus *Phragmidium* (*Pucciniales*) as parasites of roses (*Rosa*, *Rosaceae*) in Ukraine

Yuri Ya. TYKHONENKO 

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

Address for correspondence: yu.ya.tykhonenko@gmail.com

Abstract. Four species of the genus *Phragmidium* parasitizing plants of the genus *Rosa* (*Rosaceae*) are recorded in Ukraine. *Phragmidium fusiforme* occurs only in the Carpathians. *Phragmidium rosae-pimpinellifoliae* was reported only from the Crimean Peninsula. *Phragmidium mucronatum* and *P. tuberculatum* are distributed much more widely and occur in Ukraine much more frequently. A reliable feature for distinguishing these two species is a character of the upper cell and papilla of teliospores: in *P. mucronatum* it attenuates gradually toward the apex to form a papilla, while in *P. tuberculatum* the papilla is clearly delimited from the rounded apex of the upper cell of the teliospore. An interesting feature of all three species illustrated in this article but not reported previously in mycological literature is a twisting of the upper part of the pedicel of their teliospores. The article is illustrated with photomicrographs obtained using a scanning electron microscope.

Keywords: biodiversity, distribution, mycobiota, *Phragmidiaceae*, *Rosa*

Introduction

The genus *Phragmidium* Link comprises autoaecial parasites of plants of the subfamily *Rosoideae* (family *Rosaceae*) and is characterized by subcuticular flat spermogonia, *Caeoma*-type ecia, *Uredo*-type uredinia, and vertical arrangement of cells in teliospores. There are 115 currently accepted species names in the genus, and 38 of them refer to parasites of representatives of the genus *Rosa* L. (<https://www.indexfungorum.org/>). The widespread species, *P. mucronatum* (Pers.) Schltdl. and *P. tuberculatum* J.H.H. Müll., are important pathogens of

cultivated roses. According to their morphological features, these two species are very similar, which causes certain difficulties in their identification. The purpose of this study is to collate data on the distribution of species of the genus *Phragmidium* parasitizing roses in Ukraine, and to study morphology of their teliospores using a scanning electron microscope.

Materials and Methods

The specimens of fungi of the genus *Phragmidium* parasitizing plants of the genus *Rosa* of the

ARTICLE HISTORY. Submitted 21 October 2023. Revised 11 December 2023. Published 29 June 2024

CITATION. Tykhonenko Yu.Ya. 2024. Species of the genus *Phragmidium* (*Pucciniales*) as parasites of roses (*Rosa*, *Rosaceae*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(3): 214–228. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.214>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2024

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2024

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

Mycological Herbarium of the M.G. Kholodny Institute of Botany (KW-M, part of the National Herbarium of Ukraine — KW), as well as literature data on the distribution patterns of these fungi in Ukraine, were used in this study. The species distribution within Ukraine follows the map of regions proposed in the *Flora of fungi of Ukraine* (Heluta, 1989).

For scanning electron microscopy, the prepared samples were coated with an ultrathin layer of gold using a JFC-1100 sputter. Photographs were taken on a JEOL JSM-6060 LA scanning electron microscope.

Results and Discussion

A key for identification of the species of *Phragmidium* occurring in Ukraine and parasitizing species of the genus *Rosa* is provided below.

Key to *Phragmidium* species on *Rosa* in Ukraine

1. Teliospores usually 9–14-celled, 18–23 µm wide, on *Rosa pendulina* 1. *Phragmidium fusiforme*

– Teliospores usually 5–8-celled, 25–34 µm wide; on other species 2

2. Teliospores rounded at the apex, with a clearly delimited papilla ... 4. *Phragmidium tuberculatum*

– The apex of teliospore gradually narrows into a papilla 3

3. Telia black; teliospore wall dark chestnut-brown; on various species 2. *Phragmidium mucronatum*

– Telia chestnut-brown; teliospore wall lighter; mostly on *Rosa pimpinellifolia* 3. *Phragmidium rosae-pimpinellifoliae*

1. ***Phragmidium fusiforme*** J. Schröt., Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für Vaterländische Cultur 48: 24. 1871 [1869]. – *Phragmidium rosae-alpinae* (DC.) G. Winter, Hedwigia 19: 27. 1880. – *Phragmidium rosae-acicularis* Liro, Bidr. Kanned. Finl. Nat. Folk 65: 428. 1908. (Fig. 1A–D).

Spermogonia subcuticular, conical, 100 µm diam. and 40 µm high, in small groups on the upper or sometimes on the lower side of leaves. Aecia on leaves, petioles, stems, and fruits: on the leaves rounded, small, up to 1.5 mm diam., on the stems and fruits merging into an oblong mass up to 2 cm long, bare, orange-yellow; paraphyses colorless, clavate and thin-walled, 70–90 × 10–20 µm, located along the edge of aecia; aeciospores in chains with

well-marked intercalary cells, broadly ellipsoid, often slightly angular, 20–28 × 15–23 µm; wall colorless, up to 3 µm thick, at intervals of 1.5–2 µm covered with noticeable warts or spines; germ pores 5–8, irregularly placed, contents orange. Uredinia on the lower side of leaves, scattered or in groups up to 1.5 mm diam., yellow, pulverulent; paraphyses colorless, cylindrical or slightly clavate, bent, thin-walled, 50 × 8–11 µm, located along the edges of uredinia; urediniospores spherical or broadly ellipsoidal, 18–25 × 15–21 µm; wall colorless, 1.5–2 µm thick, at intervals of 1–2 µm covered with small spines; germ pores indistinct. Telia on the lower side of leaves, usually small, up to 0.3 mm diam., black; teliospores 9–14-celled, most often 10–12-celled, 55–100 × 18–30 µm (without papillae), at transverse septae not constricted, at the top gradually narrowed into a sharp papilla; wall brown or dark chestnut brown, with several layers, 3–5 µm thick, covered with irregular colorless warts; germ pores 2–4 in each cell; pedicel hygroscopic, up to 120 µm long, slightly twisted in the upper part, basally thickened to 18 µm.

General distribution. 0, I, II, III — on several species of the genus *Rosa* L.: Europe (natural range), introduced to North and East Asia, and North America.

Distribution in Ukraine. On *Rosa pendulina* L.: Carpathian Forests. Chernivtsi Region, Vyzhnytsia town, 22.06.1958 (Morochkovskyi). Ivano-Frankivsk Region, Verkhovyna District, Burkut village, 08.1914 (Wróblewski, 1916); Kosiv District, Hutsulshchyna National Nature Park (Tykhonenko, Heluta, 2014; Dudka et al., 2019), Tyudiv village, 25.06.1958 (Morochkovskyi); Nadvirna District, Vorokhta town (Namysłowski, 1911), 07.1914 (Wróblewski, 1916); Gorgany Nature Reserve, in front of Klyva Mountain, 27.08.2010 (Heluta, Hayova), (Heluta et al., 2011; Tykhonenko, Heluta, 2011; Dudka et al., 2019), Mykulychyn village, 07.1914 (Wróblewski, 1916); Kukul Mountain, 07.1914 (Wróblewski, 1916), Chornohora Mountain Range, 08.1909 (Chmielewski, 1910); Breskul meadow, 06.1914 (Wróblewski, 1916); Yaremche town, 07.1914 (Wróblewski, 1916). Lviv Region, Drohobych District, Skolivski Beskydy National Nature Park (Dudka et al., 2019); Holovske village (Krupa, 1889, Namysłowski, 1914); Stryi District, Lybchhora village (Krupa, 1889; Namysłowski, 1914). Transcarpathian (Zakarpattia) Region, Rakhiv District, Yasinya village, 23.07.1986 (Dudka); Tyachiv

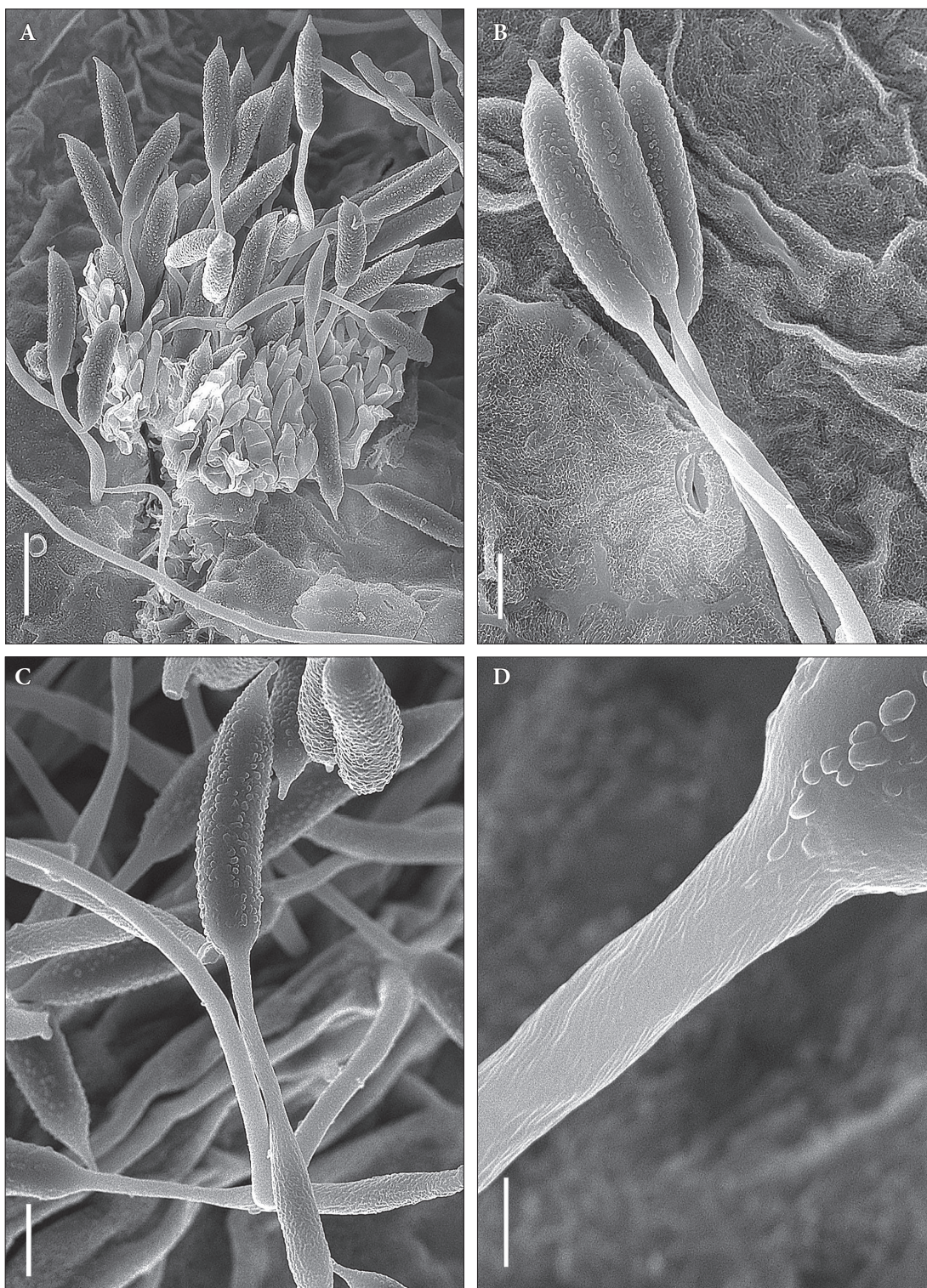


Fig. 1. *Phragmidium fusiforme* on *Rosa pendulina*. A: telium; B, C: teliospores; D: upper part of teliospore pedicel. Scale bars: A — 50 μm ; B, C — 20 μm ; D — 5 μm

District, Carpathian Biosphere Reserve, Uholka Massif, Chur rock, 25.08.1984 (Heluta) (Dudka et al., 2019); Khust District, Synevyr National Nature Park (Dudka et al., 2019), 25.07.2013 (Tykhonenko, Dudka, 2014).

2. *Phragmidium mucronatum* (Pers.) Schldtl., Flora Berolinensis 2: 156. 1824. – *Puccinia mucronata* α *rosae* Pers., Neues Mag. Bot. 1: 118. 1794. – *Phragmidium bullatum* Westend., Bull. Acad. R. Sci. Belg., Cl. Sci. 21 (no. 2): 236. 1854. – *Phragmidium subcorticium* G. Winter, Rabenh. Krypt.-Fl. Ed. 2 (Leipzig) 1(1): 228. 1882. – *Phragmidium disciflorum* (Tode) J. James, Contributions from the U.S. National Herbarium 3(4): 276. 1895. (Fig. 2A–D).

Spermogonia subcuticular, 110–115 μ m diam. and 40 μ m high, in small groups on the upper side of leaves and on stems. Aecia on the lower side of leaves, yellow-orange, rounded, up to 2 mm diam., on stems merge into clusters up to 10 mm long; affected tissues slightly thickened; occasionally aecia formed on fruits, covering most of their surface; paraphyses numerous, clavate or cylindrical, slightly bent, thin-walled, 70–80 $\times$ 8–18 μ m, placed at the edges of aecia; aeciospores globose or irregularly ellipsoid, often slightly angular, 20–26 $\times$ 17–21 μ m; wall colorless, 1.5–2.5 μ m thick, at intervals of 2.0–2.5 μ m covered with small warts, 6–8 germ pores. Uredinia on the lower side of leaves, scattered or in groups, up to 0.3 mm diam., bare, yellow, pulverulent; paraphyses numerous, cylindrical or slightly clavate, bent, colorless, thin-walled, 70 $\times$ 7–15 μ m, located along the edges of uredinia; urediniospores spherical, broadly ellipsoidal or inverted-ovoid, 20–26 $\times$ 15–21 μ m; wall colorless, up to 1.5 μ m thick, covered with small spines at intervals of about 2 μ m; germ pores scattered, numbering about 8. Telia on the lower side of leaves, up to 0.5 mm diam., black, pulverulent, often merging; teliospores of 5–8, less often of 9 cells (most often 6–8-celled), 60–110 $\times$ 22–28 μ m, at transverse septae not constricted, rounded at the base, slightly narrowed at the apex, with a yellowish papilla 6–12 μ m long; wall dark chestnut-brown, up to 5 μ m thick, the entire surface covered with bumps and irregular warts, at the base of spore often almost smooth; germ pores most frequently 3, sometimes 2 in each cell; pedicel hygroscopic, colorless, noticeably twisted in the upper part, significantly thickened to 22–27 μ m in the lower part, 70–125 μ m long.

General distribution. 0, I, II, III — on species of the genus *Rosa*: throughout the globe.

Distribution in Ukraine. On *Rosa arvensis* Huds.: Western Forest-Steppe. Ternopil Region, Chortkiv District, Babyntsi village, 10.08.1913 (Wróblewski, 1914).

On *Rosa borysthonica* Chrshan. (*Rosa tomentosa* Sm. aggregate): Left Bank Forest-Steppe. Poltava Region, Poltava District, Mykhailivka village, 19.07.1989.

On *Rosa caesia* Sm.: Polynovyi (Artemisia) Steppe. Kherson Region, Dzharylgach island, 31.08.1935 (Illichevskyi, 1938; Tranzschel, 1939). – Western Forest-Steppe. Khmelnytskyi Region, Kamianets-Podilskyi District, Pryvorotyya village, 20.07.1948 (Isaeva).

On *Rosa canina* L. s. l.: Carpathian Forests. Ivano-Frankivsk Region, Kosiv District, Hutsulshchyna National Nature Park (Dudka et al., 2019), Kosiv, 15.05.1988 (Tykhonenko, Heluta, 2014); Kolomyia District, Knyazhdvir Reserve, 08.1912 (Wróblewski, 1913); Nadvirna District, Gorgany Nature Reserve (Heluta et al., 2011; Tykhonenko, Heluta, 2011; Dudka et al., 2019); Mykulychyn village, 24.07.1885 (Wróblewski, 1915). Transcarpathian (Zakarpattia) Region, Mukachevo District, Vovchyi village, 26.08.1954 (Smitska). — Crimean Forest-Steppe. (Dudka et al., 2004), Crimea, Simferopol (Gutsevich, 1952). — Crimean Steppe. Steppe Crimea (Isikov, 1977). — Donetsk Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region (Kharkevych, 1959). — Left Bank Grass Steppe. Kherson Region, Kherson District, Brylivka town, 22.06.1953, 04.07.1953 (Radzievskyi). — Left Bank Polissya. Chernihiv Region, Novgorod-Siverskyi District, Mezynskyi National Natural Park (Dudka et al., 2009); Velykyi Lis village, 19.08.2004 (Holubtsova, Tykhonenko, 2005; Holubtsova, 2008); Rozlyoty village, 18.08.2004 (Holubtsova, Tykhonenko, 2005; Holubtsova, 2008); Semenivka, 03.09.2005 (Holubtsova, Tykhonenko, 2005; Holubtsova, 2008). — Lesser Polissya. Lviv Region, Lviv District, Dublyany (Namysłowski, 1911, 1914); Chervonohrad District, 14.08.1985. — Mountain Crimea (Dudka et al., 2004), Crimea, Crimea Reserve, 31.07.1936, 23.08.1936, 02.08.1937, 03.08.1938 (Gutsevich, 1952); Ai-Petri yaila, 01.09.1986. — Polynovyi (Artemisia) Steppe. Kherson Region, Dzharylgach island (Tranzschel, 1939); Skadovsk, 16.06.1953, 27.06.1953, 16.07.1953 (Radzievskyi). — Right Bank Forest-Steppe. Cherkasy Region, Kaniv Reserve, 13.06.1940, 27.07.1940, 13.07.1944 (Rayevska, Komaretska, 1949; Solomakhina, Prudenko,

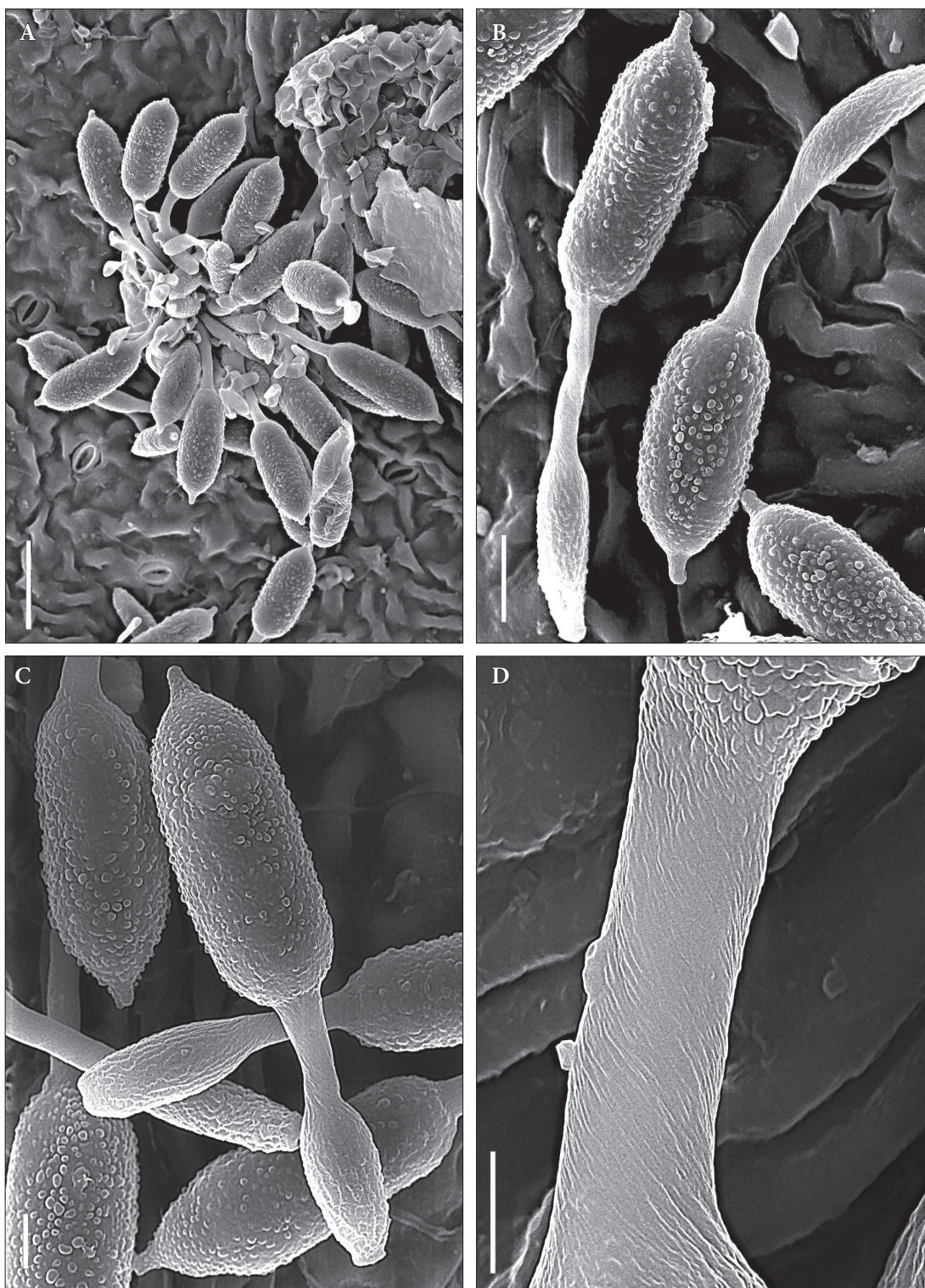


Fig. 2. *Phragmidium mucronatum* on *Rosa* sp. A: telium; B, C: teliospores; D: upper part of teliospore pedicel. Scale bars: A — 50 µm; B — 20 µm; C — 10 µm; D — 5 µm

1998). Kyiv Region, Obukhiv District, Lisnyky village, 05.05.1973 (Lavitska). Zhytomyr Region, Berdychiv District, Mali Nizhirci village, 12.02.1932 (Rechtman). — Right Bank Grass-Meadow Steppe. Dnipropetrovsk Region, Kryvyi Rih (Taran, 1988a, 1988b). Odesa Region, Bolgrad District (Radzievskiy, 1952); Lisne village, 04.10.1950 (Radzievskiy); Borodino Forestry, 09.07.1951, 21.09.1951 (Radzievskiy). — Right Bank Grass Steppe. Mykolaiv Region, Bashtanka District, near Snihurivka, 22.07.1952 (Radzievskiy), 09.08.1952 (Sokolova). — South Coast of Crimea (Dudka et al., 2004), Crimea, outskirts of Yalta, 10.05.1901, 12.05.1901 (Tranzschel, 1902). — Transcarpathia. Transcarpathian (Zakarpattia) Region (Smitska, 1955); Rakhiv District, Kosivska Polyana village, 11.06.1954 (Smitska). — Western Forest-Steppe. Ivano-Frankivsk Region, Kolomyia District, Chernelytsia town, 18.07.1913 (Wróblewski, 1914). Khmelnytskyi Region, near Kamianets-Podilskyi, 15.07.1948, 13.05.1950 (Isaeva); Kamianets-Podilsky District, Podilskyi Tovtry National Nature Park (Heluta et al., 2016), Panivtsi village, 23.05.1990. Ternopil Region, Chortkiv District, Bilche-Zolote village, 04.05.1950 (Isaeva); Zalishchyky (Namysłowski, 1911, 1914), 09.1918 (Wróblewski, 1922); Pyschatyntsi village, 16.09.1949 (Isaeva). Vinnytsia Region, Mohyliv-Podilskyi District, Yurkivtsi village, 20.05.1990. — Western Ukrainian Forests. Outskirts of Lviv (Krupa, 1888; Namysłowski, 1911), 16.06.1918 (Wróblewski, 1922). Ternopil Region, Ternopil District, Berezhany (Bobyak, 1907; Namysłowski, 1914).

On *Rosa centifolia* L.: Carpathian Forests. Ivano-Frankivsk Region, Kosiv District, Hutsulshchyna National Nature Park (Dudka et al., 2019), Kosiv, 08.1910 (Wodziczko, 1911; Tykhonenko, Heluta, 2014). Lviv Region, Drohobych District, Skolivski Beskydy National Nature Park (Dudka et al., 2019). — Crimean Forest-Steppe (Dudka et al., 2004). — Mountain Crimea (Dudka et al., 2004). — Right Bank Forest-Steppe. Cherkasy Region, Smila, 29.07.1913 (Kaznovskiy, 1915). Kyiv city, Baikove cemetery, 12.08.1973 (Lavitska). — South Coast of Crimea (Dudka et al., 2004), Crimea, outskirts of Yalta, 28.05.1934 (Gutsevich, 1952). — Western Forest-Steppe. Vicinity of Vinnytsia town, 10.06.1912, 19.07.1912 (Dobrovolskiy, 1914). — Western Ukrainian Forests. Outskirts of Lviv (Krupa, 1889; Namysłowski, 1911), 09.1918 (Wróblewski, 1922).

On *Rosa chinensis* Jacq.: Western Forest-Steppe. Ternopil Region, Chortkiv District, Zalishchyky town (Rouppert, Wróblewski, 1910).

On *Rosa corymbifera* Borkh.: Central (Right Bank) Polissya. Kyiv city, Pushcha-Vodytsia, 25.05.1922 (Zerov). — Cis-Carpathian forests. Lviv Region, Stryi District, Pidhirtsi village, 12.08.1917 (Petrak, 1925). — Left Bank Forest-Steppe. Sumy Region, Sumy District, Mykhailivska Tsilyna Nature Reserve (Morochkovskiy, 1958b; Dudka et al., 2009; Lytvynenko et al., 2021), 02.08.1957 (Mykolayenko). Chernihiv Region, Pryluky District, Ichnya National Nature Park (Dudka et al., 2009), Augustivka village, 29.08.2006 (Tykhonenko, Dudka, 2007); Kykoly village, 31.08.2006 (Tykhonenko, Dudka, 2007). — Left Bank Grass Steppe. Kherson Region, 10.08.1932 (Moskovets). — Mountain Crimea (Dudka et al., 2004). — South Coast of Crimea (Dudka et al., 2004). — Western Forest-Steppe. Khmelnytskyi Region, near Kamianets-Podilskyi, 22.08.1927, 23.08.1927 (Panasyuk); Khmelnytskyi District, Solobkivtsi village, 20.08.1985.

On *Rosa gallica* L. (cult.): Western Ukrainian Forests. Outskirts of Lviv (Krupa, 1886; Namysłowski, 1911).

On *Rosa lonaczewskii* Dubovik (*Rosa canina* aggregate): Right Bank Forest-Steppe. Kyiv Region, Obukhiv District, Chaiky village, 10.07.1984.

On *Rosa lupulina* Dubovik (*Rosa canina* aggregate): Left Bank Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Mariupol District, Kamiani Mohyly Nature Reserve, 27.09.1954 (Morochkovsky), 09.09.1986.

On *Rosa maeotica* Dubovik (*Rosa canina* aggregate): Donetsk Grass-Meadow Steppe. Luhansk Region, Dovzhansky District, Provalskyi Step Nature Reserve, 09.07.2005 (Tykhonenko, Dudka, 2005b; Dudka et al., 2009). — Left Bank Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Mariupol District, Kamiani Mohyly Nature Reserve, 02.05.1954 (Boichuk), 09.07.1978.

On *Rosa majalis* Herrm. (*Rosa cinnamomea* L. sensu lato): Starobilsk Grass-Meadow Steppe. Kharkiv Region, Izyum District, Artemivske Forestry, 22.05.1969 (Savchenko) — Kharkiv Forest-Steppe. Kharkiv (Tranzschel, 1939).

On *Rosa podolica* Tratt. (*Rosa canina* aggregate): Western Ukrainian Forests. Ternopil Region, Ternopil District, Kuryany village, 16.08.1985. — Carpathian Forests. Chernivtsi Region, Vyzhnytsia District, Ust-Putyla village, 26.06.1958 (Morochkovskiy).

On *Rosa saxatilis* Steven: Mountain Crimea. Crimea, Bilohirsk District, Zemlyanychno village, 08.09.1960 (Smitska). — South Coast of Crimea. Crimea, Feodosia city council, Karadag Nature Reserve, 27.07.1982 (Heluta, Andrianova, 1984).

On *Rosa sosnovskyi* Chrshan. (*Rosa canina* aggregate): South Coast of Crimea (Dudka et al., 2004), Crimea, Feodosia city council, Karadag Nature Reserve, 27.08.1981 (Isikov), 24.07.1982 (Heluta, Andrianova, 1984).

On *Rosa subpygmaea* Chrshan. (*Rosa livescens* Besser sensu lato): Left Bank Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Mariupol District, Kamiani Mohyly Reserve, 04.06.1953, 27.09.1954 (Morochkovskiy), 05.07.1953 (Kuznetsova). — Starobilsk Grass-Meadow Steppe. Luhansk Region, Starobilsk District, Striltsivskiy Step Nature Reserve, 07.1953 (Morochkovskiy, 1958a; Dudka et al., 2009).

On *Rosa tesquicola* Dubovik (*Rosa corymbifera* Borkh. sensu lato): Left Bank Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Kalmius District, Khomutovsky Step Reserve, 22.09.1954 (Morochkovskiy).

On *Rosa tomentosa* Sm.: Western Ukrainian Forests. Outskirts of Lviv (Wróblewski, 1922).

On *Rosa tschatyrdagi* Chrshan. (*Rosa spinosissima* sensu lato): Mountain Crimea. Crimea, Nikita yaila, 16.06.1999 (Kuzub, Tykhonenko, 2000).

On *Rosa turcica* Roug: Crimean Steppe (Dudka et al., 2004), Crimea, Lenino District, Maryivka village, Opuk Mount, 11.05.1990.

On *Rosa uncinella* Besser (*Rosa corymbifera* Borkh. sensu lato): Mountain Crimea (Dudka et al., 2004), Crimea, Bilohirsk District, Kok-Asan tourist base, 02.09.1986. — South Coast of Crimea. (Dudka et al., 2004), Crimea, Feodosia city council, Karadag Nature Reserve, 27.07.1982 (Heluta, Andrianova, 1984).

On *Rosa* sp. (cult.): Left Bank Forest-Steppe. Sumy Region, Romny District (Lytyvnenko, Vasylyeva, 2019). — Right Bank Grass-Meadow Steppe. Kropyvnytskyi (Golubkov, 1916). — Right Bank Grass Steppe. Mykolaiv, 04.05.1894, 12.05.1894 (Isachenko, 1896). — Right Bank Forest-Steppe. Cherkasy Region, Smila, 02.05.1913 (Kaznovskiy, 1915). Kyiv, Fomin Botanical Garden, 15.07.1926 (Girzhytska, 1926). — Kharkiv Forest-Steppe. Kharkiv Region (Trebu, 1913).

On *Rosa* sp.: — Carpathian Forests. Chernivtsi Region, Vyzhnytsia District, Vyzhnytskyi National Nature Park (Dudka et al., 2019). Ivano-Frankivsk Region, Kosiv District, Hutsulshchyna National

Nature Park (Dudka et al., 2019), Kosiv, 05.09.2013, 09.09.2013 (Tykhonenko, Heluta, 2014). Transcarpathian (Zakarpattia) Region, Khust District, Synyevyr National Nature Park (Dudka et al., 2019), 30.08.2013 (Tykhonenko, Dudka, 2014). — Central (Right Bank) Polissya. Kyiv Region, Fastiv District, Boyarka, 27.05.1924 (Tselle, 1925). Khmelnytskyi Region, Shepetivka District, Slavuta, 16.09.2018 (Heluta) (Heluta et al., 2019). — Crimean Forest-Steppe. (Dudka et al., 2004), Crimea, Bakhchysarai, 17.06.1916 (Garbowski, 1924). — Donetsk Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Kramatorsk District, Svyati Hory National Nature Park, 02.10.2004 (Tykhonenko, Dudka, 2005a). Luhansk Region, Dovzhanskyi District, Provalskyi Step Reserve, Kalynivska parcel, 09.07.2005 (Tykhonenko, Dudka, 2005b); Shchastia District, Stanytsia Luhanska town, 15.09.2005 (Tykhonenko, Dudka, 2005b). — Kharkiv Forest-Steppe. Kharkiv (Jaczewski, 1912). — Left Bank Forest-Steppe. Chernihiv Region, Nizhyn District, Borzna town, 25.07.1909 (Nevodovsky); Pryluky District, Irzhavets village, 11.06.1916, 18.07.1916, 05.08.1916, 22.08.1916 (Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922). Poltava Region, Lubny (Verhovskiy et al., 1932). — Left Bank Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Mariupol District, Kamiani Mohyly Reserve, 06.1954 (Morochkovskiy, 1957; Dudka et al., 2009). — Left Bank Grass Steppe. Kherson Region, Kakhovka District, Askania-Nova Reserve, 14.09.1940, 30.05.1940 (Homolyako). — Left Bank Polissya. Chernihiv Region, Chernihiv District, Horodnya, 20.11.1939 (Moskovets); Oster (Jaczewski, 1912). Kyiv, Rybne Ozero, 28.05.1925 (Pidoplichko). — Right Bank Forest-Steppe. Cherkasy Region, Smila (Jaczewski, 1912), 15.06.1914 (Tranzschel). Kyiv, Fomin Botanical Garden, 05.1870 (Valts, Rishavi, 1871), 15.07.1926, 19.08.1931 (Gizhytska), 06.07.1931, 26.05.1932 (Moskovets), 13.10.1931 (Pylypenko); Holosiiv, 04.08.1929 (Morochkovskiy); Solomianka, 10.09.1938 (Zerova); Kyiv Region, Bila Tserkva (Hrodzinska, 1929), 25.08.1925 (Pidoplichko). Zhytomyr Region, Berdychiv District, Hryshkiivtsi, 03.09.1932 (Rechtman). — Right Bank Grass-Meadow Steppe. Zaporizhia Region, Zaporizhzhia, 15.09.1931 (Pylypenko). — Right Bank Grass Steppe. Odesa Region, Odesa, 07.08.1893, 11.07.1894 (Isachenko, 1896). — South Coast of Crimea. (Dudka et al., 2004), Feodosia city council, Karadag Reserve, 04.08.1982 (Isikov). — Transcarpathia. Transcarpathian (Zakarpattia)

Region (Lavitska, 1957). — Western Forest-Steppe. Khmelnytskyi Region, Kamianets-Podilsky District, Podilsky Tovtry National Nature Park (Heluta et al., 2016); Kamianets-Podilskyi (Panasyuk); Gorayivka village, 20.08.2008; Kytayhorod village, 24.08.2008; Kolybaivka village, 20.09.2013; Vykhatnivtsi village, 21.08.2008; Sokil village, 20.09.2013. Ternopil Region, Chortkiv District, Zalishchyky town (Kryvoshey, 1958), Chortkiv town (Kryvoshey, 1958). — Western Ukrainian Forests. Ivano-Frankivsk Region, Kolomyia, 07.1912 (Wróblewski, 1913). Lviv, 11.08.1894 (Wróblewski, 1915), 07.1917 (Wróblewski, 1922). Ternopil Region, Ternopil District, Berezhany (Bobyak, 1907).

3. *Phragmidium rosae-pimpinellifoliae* Dietel, Hedwigia, 44: 339. 1905.

Spermogonia mostly on stems, scattered or in groups, 50–120 µm diam. and 15–30 µm high, honey-yellow. Aecia on twigs, petioles, veins of leaves, and fruits, form bright orange clusters up to 10 cm long; paraphyses quite numerous, cylindrical or almost clavate, straight, thin-walled, may not develop; aeciospores spherical, ellipsoid or ovoid, orange, 18–27 × 15–20 µm; wall about 2 µm thick, finely warty; germ pores 6–8. Uredinia scattered, on the underside of leaves, small, 0.1 mm diam., orange; paraphyses numerous, cylindrical or slightly thickened in the upper part, bent, thin-walled, 30–50 × 8–12 µm; urediniospores spherical or ellipsoidal, orange, 18–25 × 16–20 µm; wall finely warty, 2–2.5 µm thick. Telia scattered on the lower side of leaves, small, 0.1 mm diam., dark brown; teliospores of 6–8 cells, 70–115 × 25–34 µm, near the transverse septae not constricted, at the base rounded, near the apex with a light-colored or colorless papilla up to 20 µm long; wall light chestnut-brown, 4–7 µm thick, densely warty; germ pores 2–3 in each cell; pedicel hygroscopic, colorless, thickened in the lower part up to 25 µm, equal to or longer than the teliospore.

General distribution. 0, I, II, III — on *Rosa pimpinellifolia* L. and several related species: Europe, West and Central Asia, introduced to North America.

Distribution in Ukraine. On *Rosa pimpinellifolia* L.: Mountain Crimea (Dudka et al., 2004), 19.04.1901, 03.05.1901 (Tranzschel, 1902), 25.04.1903 (Tranzschel, 1905); Crimean Nature Reserve (Gutsevich, 1952). — Crimean Forest-Steppe. (Dudka et al., 2004). — South Coast of Crimea.

Crimea, Ayu-Dag Mountain, 20.04.1903 (Tranzschel, 1905); Feodosia, 02.05.1916 (Garbowski, 1924).

On *Rosa spinosissima* L.: Mountain Crimea (Dudka et al., 2004), 27.07.1936, 20.05.1937 (Gutsevich, 1952).

4. *Phragmidium tuberculatum* J.H.H. Müll., Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 3: 391. 1885. (Fig. 3A–D).

Spermogonia subcuticular, 90–100 µm diam. and 20–40 µm high, on the upper side of leaves in small groups. Aecia on the lower side of leaves, merge into rounded groups up to 1 mm diam., on veins up to 4 mm, convex, orange-yellow, pulverulent; paraphyses numerous, clavate or cephalic, bent, placed along the edges of the aecia; aeciospores spherical or broadly ellipsoid, 20–32 × 20–24 µm; wall colorless, 1.5–3.5 µm thick, densely covered with large warts up to 1.5 µm diam., flattened at the top; germ pores number 6–8, not always visible. Uredinia on the lower side of leaves, scattered or in groups, up to 0.3 mm diam., bare, orange-yellow; paraphyses numerous, cylindrical or slightly clavate, very bent, thin-walled, 30–50 × 16–18 µm, placed on the edges of the uredinia; urediniospores spherical or broadly ellipsoid, 17–23 × 16–21 µm; wall colorless, about 1.5 µm thick, covered with noticeable warts and spines at intervals of 1–2 µm; germ pores 5–8. Telia on the lower side of the leaves, scattered or in groups, up to 0.5 mm diam., black; teliospores 4–6-celled, less often 3- to 7-celled, 48–78 × 28–34 µm, near transverse septae not constricted, rounded at both ends, apex with a clearly delimited pointed papilla up to 18 µm long; wall yellow-brown or dark chestnut-brown, 5–7 µm thick, covered with flat warts and bumps; germ pores 2–3 in each cell; pedicel hygroscopic, colorless, noticeably twisted in the upper part, thickened to 14–22 µm in the lower part, up to 115 µm long.

General distribution. 0, I, II, III — on species of the genus *Rosa* L.: Europe and Holarctic Asia; introduced to Australia, New Zealand, and North America.

Distribution in Ukraine. On *Rosa andegavensis* Bastard: Mountain Crimea (Dudka et al., 2004).

On *Rosa arvensis* Huds.: South Coast of Crimea (Dudka et al., 2004); Crimea, Feodosia city council, Karadag Nature Reserve, 28.07.1982 (Heluta, Andrianova, 1984).

On *Rosa bordzilowskii* Chrshan. (*Rosa micrantha* Borrer ex Sm. sensu lato): Left Bank Grass-Meadow

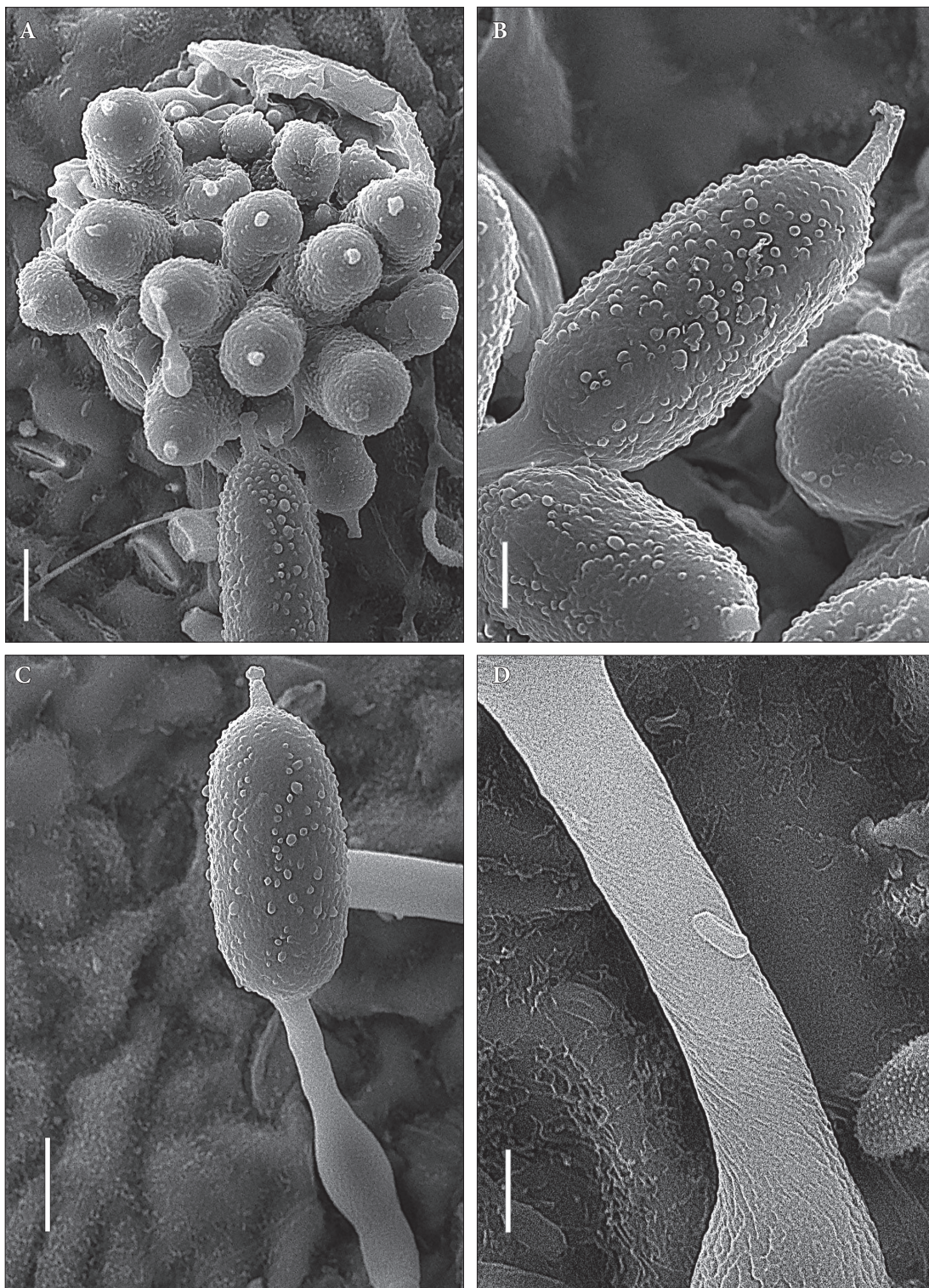


Fig. 3. *Phragmidium tuberculatum* on *Rosa* sp. A: telium; B, C: teliospores; D: upper part of teliospore pedicel. Scale bars: A, C — 20 μ m; B — 10 μ m; D — 5 μ m

Steppe. Donetsk Region, Mariupol District, Kami-ani Mohyly Nature Reserve, 10.09.1986.

On *Rosa caesia* Sm.: Polnovyi (Artemisia) Steppe. Kherson Region, Dzharylhach island, 22.10.1935 (Illichevskiy).

On *Rosa canina* s. l.: Central (Right Bank) Polissya. Kyiv, park of the Kyiv Polytechnic Institute, 02.09.1923 (Tselle, 1925); Kyiv Region, Bucha District, Kotsyubynske village, 24.07.1947, 18.08.1947 (Efimova). — Left Bank Forest-Steppe. Poltava Region (Bukhalo, 1961a, 1961b); Poltava District, Rozsoshentsi village, 25.08.1958 (Bukhalo). — Mountain Crimea (Dudka et al., 2004); Crimean Nature Reserve, 15.08.1936 (Gutsevich, 1952), 19.09.1960 (Smitska); Yalta Mountain Forest Nature Reserve, 18.06.1999 (Kuzub, Tykhonenko, 2000). — Polnovyi (Artemisia) Steppe. Kherson Region, Dzharylgach island, 22.10.1935 (Illichevskiy, 1938; Tranzschel, 1939). — Right Bank Forest-Steppe. Cherkasy Region, Kaniv Nature Reserve, 05.08.1944 (Horodetska). Kyiv, Holosiiv, 17.08.1924 (Tselle, 1925), 17.07.1947 (Efimova); Kyiv Region, Bila Tserkva, 04.06.1926, 12.09.1926 (Hrodzinska, 1929). Vinnytsia Region, Mohyliv-Podilskiy District, Shenderivka village, 15.08.1948 (Isaeva). — Right Bank Grass-Meadow Steppe. Odesa Region, Bolgrad District (Radzievskiy, 1952). — Western Forest-Steppe. Khmelnytskyi Region, near Kamianets-Podilskiy, 27.02.1925, 09.08.1925, 19.08.1926, 28.09.1926 (Panasyuk); Kamianets-Podilskiy District, Pryvorttya village, 23.07.1948 (Isaeva); Struga village, 01.10.1949 (Isaeva). Ternopil Region, Chortkiv District, Hermakivka village, 18.09.1949 (Isaeva); Skala-Podilska town, 15.09.1949 (Isaeva). Vinnytsia Region, Mohyliv-Podilskiy District, Kotyuzhany village, 17.08.1949 (Isaeva); Nyzhchy Olchedaiv village, 14.10.1949 (Isaeva). — Western Ukrainian Forests. Lviv, 07.09.1885 (Wróblewski, 1915).

On *Rosa corymbifera* Borkh.: Donetsk Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Kramatorsk District, Kreidova Flora Nature Reserve (Tykhonenko et al., 1994; Dudka et al., 2009).

On *Rosa lapidosa* Dubovik (*Rosa corymbifera* Borkh. aggregate): Crimean Steppe (Dudka et al., 2004); Lenino District, Cape Kazantyp, 05.09.1986.

On *Rosa litvinovii* Chrshan. (*Rosa andegavensis* Bastard sensu lato): South Coast of Crimea. South of Angarskyi Pass, 26.08.1986.

On *Rosa podolica* Tratt. (*Rosa canina* aggregate): Western Forest-Steppe. Ternopil Region, Chortkiv District, Rashtivtsi village, 27.05.1990.

On *Rosa subpomifera* Chrshan.: Donetsk Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Kramatorsk District, Kreidova Flora Nature Reserve, 04.10.1953 (Morochkovskiy) (Tykhonenko et al., 1994; Dudka et al., 2009).

On *Rosa villosa* L.: Left Bank Forest-Steppe. Chernihiv Region, Pryluky (Tranzschel, 1939). — Right Bank Grass-Meadow Steppe. Dnipro city (Tranzschel, 1939).

On *Rosa* sp.: Carpathian Forests. Ivano-Frankivsk Region, Kosiv District, Hutsulshchyna National Nature Park (Dudka et al., 2019), Sheshory village, 06.09.2013 (Tykhonenko, Heluta, 2014). Transcarpathian (Zakarpattia) Region, Khust District, Synevyr National Nature Park (Dudka et al., 2019), 20.07.2013 (Tykhonenko, Dudka, 2014). — Crimean Steppe. (Dudka et al., 2004). — Donetsk Grass-Meadow Steppe. Donetsk Region, Kramatorsk District, Kreidova Flora Nature Reserve (Tykhonenko et al., 1994; Dudka et al., 2009). Luhansk Region, Alchevsk District, Verhulivka village, 13.07.1925 (Pidoplichko). — Kharkiv Forest-Steppe. Kharkiv, 16.08.1912 (Spagorov, 1916). — Left Bank Forest-Steppe. Chernihiv Region, Nizhyn District, Borzna town (Jaczewski, 1910). — Left Bank Polissya. Sumy Region, Shostka District, Turanivka village, 03.08.2004 (Holubtsova, Tykhonenko, 2005; Holubtsova, 2008). — Lesser Polissya. Lviv Region, Lviv District, Dublyany (Namysłowski, 1911, 1914). — Right Bank Forest-Steppe. Cherkasy Region, Zvenyhorodka District, Kozatske village, 12.09.1925 (Pidoplichko). Kyiv, Fomin Botanical Garden, 21.09.1926 (Girzhytska), 22.09.1926 (Girzhytska, 1929), 09.1933 (Berehova). — Roztochchya Forests. Lviv Region, Yavoriv District, Nemyriv village, 23.08.1917 (Wróblewski, 1922). — South Coast of Crimea. Near Alushta, 18.06.1957 (Vasiljeva, 1960). — Transcarpathia. Transcarpathian (Zakarpattia) Region (Lavitska, 1957, 1958). — Western Forest-Steppe. Khmelnytskyi Region, Kamianets-Podilskiy District, Podilsky Tovtry National Nature Park (Heluta et al., 2016); near Kamianets-Podilskiy, 09.08.1948, 28.09.1949 (Isaeva); Verbetski Tovtry, Chotyry Kavalery (Four Knights) Protected Area, 24.09.2013. — Western Ukrainian Forests. Near Lviv, 26.09.1909 (Raciborski, 1909).

Thus, four species of the genus *Phragmidium*, which parasitize plants of the genus *Rosa*, have been recorded in Ukraine. *Phragmidium fusiforme* occurring only in the Carpathians is clearly distinguished from the other three species by the greater number

of cells in teliospores and very gradual transition of the apical cell of teliospore into papilla (Fig. 1A–C). *Phragmidium rosae-pimpinellifoliae* is reported in Ukraine only from the Crimean Peninsula. It differs from other species by the light-chestnut color of teliospore walls. No specimens of this species are available in the Mycological Herbarium of the M.G. Kholodny Institute of Botany (KW-M), and we had no possibility to provide an illustration for this species. *Phragmidium mucronatum* and *P. tuberculatum* occur much more often than the two species mentioned above, and are considered widely distributed in Ukraine. These two species are easily distinguished by results of phylogenetic analysis of ribosomal DNA (Ritz et al., 2005), but their morphological similarity usually causes doubts in correct identification (Leus, Van Huylbroeck, 2007). A reliable feature for distinguishing these fungi is the characteristic appearance of the upper cell and papilla of teliospore: in *P. mucronatum* it narrows towards the tip and almost gradually passes into a papilla (Fig. 2B–C), while in *P. tuberculatum* the papilla is clearly delimited from the rounded apex of the upper cell of the teliospore (Fig. 3B–C). For a long time, it was believed that *P. tuberculatum*,

unlike *P. mucronatum*, is almost entirely absent in North America, but a special study using a combination of molecular and morphological analyzes has shown that *P. tuberculatum* is apparently widespread in America, but previously it has been often misidentified as *P. mucronatum* (Wilson, Aime, 2014). An interesting feature of all three species illustrated in this article is the twisting of the upper part of the pedicel of their teliospores, previously not mentioned in mycological literature (Figs. 1D, 2D, 3D).

Acknowledgement

The author is sincerely grateful to V.I. Sapsay for his help in conducting scanning electron microscopy of the studied samples.

ETHICS DECLARATION

There is no actual or potential conflict of interest with other persons or institutions.

ORCID

Yu.Ya. Tykhonenko:  <https://orcid.org/0000-0001-9000-7406>

REFERENCES

- Bobyak H. 1907. Prychynky do mykologhii skhidnoi Halychyny. Hryby okolytsi Berezhan. (Supplements to the mycology of Eastern Galicia. Fungi in the vicinity of Berezhan). *Zbirnyk matematychno-pryrodopysnolikarskoi sektiі Naukovoho tovarystva imeni Shevchenka*, 11: 1–41. [Бобяк Г. 1907. Причинки до микології східної Галичини. Гриби околиці Бережан. *Збірник математично-природописно-лікарської секції Наукового товариства імені Шевченка*, 11: 1–41].
- Bukhalo A.S. 1961a. Mikolohichni doslidzhennya v lisakh rayonu serednoi techii r. Vorskly. *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. Mikolohichna kharakterystyka lisiv serednoi techii r. Vorskly. *Ukrainian Botanical Journal*, 18(4): 113–120. [Бухало А.С. 1961b. Мікологічна характеристика лісів середньої течії р. Ворскли. *Український ботанічний журнал*, 18(4): 113–120].
- Chmielewski Z. 1910. Zapiski grzyboznawcze z Czarnej Hory. *Kosmos*, 35(7/9): 804–813.
- Dobrovolskiy M.E. 1914. Nablyudeniya nad paraziticheskimi gribkami Podolskoy gubernii (Observations on parasitic fungi in the Podolia Province). *Bolezni rasteniy*, 8(4/5): 139–146. [Добровольский М.Е. 1914. Наблюдения над паразитными грибами Подольской губернии. *Болезни растений*, 8(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. 2009. *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., Леонтьєв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. 2009. *Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України*. Т. 2. Київ: Арістей, 428 с.].
- Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Akulov O.Yu., Hayova V.P., Zyкова M.O., Andrianova T.V., Dzhagan V.V., Shcherbakova Yu.V. 2019. *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., 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.].
- Ganeshin S.S., Bondartseva-Monteverde V.N. 1922. K mikologicheskoy flore Poltavskoy gub. Griby, sobrannye S.S. Ganeshinym v 1916–1917 gg. i obrabotannye V.N. Bondartsevoym-Monteverde (On 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 mikologicheskoy obsledovaniyu Rossii*, 5(4): 1–32. [Ганешин С.С., Бондарцева-Монтеверде В.Н. 1922. К микологической флоре Полтавской губ. Грибы, собранные С.С. Ганешина в 1916–1917 гг. и обработанные В.Н. Бондарцевой-Монтеверде. *Материалы по микологическому обследованию России*, 5(4): 1–32].
- 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 Trimestriel de la Société Mycologique de France*, 39(4): 227–259.
- Girzhyska Z. 1926. Fungi collected during the autumn of 1925 and 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 (Continuation). *Visnyk Kyivskoho botanichnoho sadu*, 10: 4–41. [Гіжицька З.К. 1929. Матеріали до мікофлори України (Продовження). *Вісник Київського ботанічного саду*, 10: 4–41].
- Golubkov A. 1916. Materialy k mikologicheskoy flore Khersonskoy gubernii (Materials for the mycological flora of Kherson province). *Materialy po mikologii i fitopatologii Rossii*, 2(1): 16–18. [Голубков А. 1916. Матеріали к микологической флоре Херсонской губернии. *Материалы по микологии и фитопатологии России*, 2(1): 16–18].
- Gutsevich S.A. 1952. *Obzor rzhavchinnykh gribov Kryma* (Survey of rust fungi of the Crimea). Leningrad: Izd. LGU, 172 pp. [Гуцевич С.А. 1952. *Обзор ржавчинных грибов Крыма*. Ленинград: Издательство Ленинградского государственного университета, 172 с.].
- Heluta V.P. 1989. *Flora Fungorum RSS Ucrainicae. Ascomycetes, Erysiphales*. Kyiv: Naukova Dumka, 256 pp. [Гелюта В.П. 1989. *Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы*. Киев: Наукова думка, 256 с.].
- Heluta V.P., Andrianova T.V. 1984. Phytopathogenic phyllophilous and herbophilous fungi of the Karadag State Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 41(4): 33–37. [Гелюта В.П., Андрианова Т.В. 1984. Фітопатогенні філофільні та гербофільні гриби Карадагського державного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 41(4): 33–37].
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2016. Powdery mildews, xylotrophic ascomycetes and rust fungi of 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. 2016. Боршнисторосяні, ксилотрофні сумчасті та іржасті гриби Національного природного парку "Подільські Товтри". В кн.: *Ботаніка і мікологія: сучасні горизонти. Збірка праць, присвячених 90-річчю з дня народження академіка АН України А.М. Гродзинського (1926–1988)*. Київ: Наш формат, с. 426–478].
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Malanyuk V.B., Slobodyan O.M. 2011. Fungi of Gorgany Nature Reserve. *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta prylyehlykh 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., Prydiuk M.P., Zyкова M.O., Tykhonenko Yu.Ya., Shevchenko M.V., Akulov O.Yu., Mnyukh O.V. 2019. Fungi of Lesser 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. 2019. Гриби Національного природного парку "Мале Полісся". *Чорноморський ботанічний журнал*, 15(3): 275–296]. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-3-6>
- Holubtsova Yu.I. 2008. Phytotrophic micromycetes of the northeastern part of Ukraine. Sumy: SumDPU im. A.S. Makarenka, 188 pp. [Голубцова Ю.І. 2008. Фітотрофні мікроміцети північно-східної частини України. Суми: Сумський державний педагогічний університет ім. А.С. Макаренка, 188 с.].
- Holubtsova Yu.I., Tykhonenko Yu.Ya. 2005. Rust fungi of Novgorod-Siverskyi Polissia. *Zapovidna sprava*, 11(2): 18–23. [Голубцова Ю.І., Тихоненко Ю.Я. 2005. Іржасті гриби Новгород-Сіверського Полісся. *Заповідна справа*, 11(2): 18–23].
- Hrodzinska V.P. 1929. Materialy do hrybnoi flory Bilotserkivshchyny (Materials for the fungal flora of Bila Tserkva District). *Zapysky Bilotserkivskoho silskohospodarskoho politekhnikumy*, 1(1): 193–200. [Гродзінська В.П. 1929. Матеріали до грибної флори Білоцерківщини. *Записки Білоцерківського сільськогосподарського політехнікуму*, 1(1): 193–200].
- Illichevskiy S. 1938. Fitopatologichni zbory v URSR. (Phytopathological collections in the Ukrainian SSR). In: *Zbirnyk prats, prysvuyachenyykh 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: Видавництво АН УРСР, с. 149–157].
- Isachenko B. 1896. O parazitnykh gribach Khersonskoy gubernii (On parasitic fungi of Kherson Province). *Botanicheskie zapiski Sankt-Peterburgskogo universiteta*, 5(12, part 2): 219–244. [Исаченко Б. 1896. О паразитных грибах Херсонской губернии. *Ботанические записки Санкт-Петербургского университета*, 5(12, кн. 2): 219–244].

- 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].
- Jaczewski A.A. 1910. *Ezhegodnik svedeniy o boleznyakh i povrezhdeniyakh kulturnykh i dikorastushchikh rasteniy. 5-y god* — 1909. St. Petersburg: Byuro po mikologii i fitopatologii, 259 pp. [Ячевский А.А. 1910. *Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях культурных и дикорастущих полезных растений. 5-й год* — 1909. Санкт-Петербург: Бюро по микологии и фитопатологии, 259 с.].
- Jaczewski A.A. 1912. *Ezhegodnik svedeniy o boleznyakh i povrezhdeniyakh kulturnykh i dikorastushchikh rasteniy. 6-y god* — 1910. St. Petersburg: Byuro po mikologii i fitopatologii, 488 pp. [Ячевский А.А. 1912. *Ежегодник сведений о болезнях и повреждениях культурных и дикорастущих растений. 6-й год*. — 1910. Санкт-Петербург: Бюро по микологии и фитопатологии, 488 с.].
- Kaznovskiy L. 1915. Materialy po mikoflore okrestnostey m. Smely Kievskoy gub. 1913 goda. *Trudy Byuro po prikladnoy botanike*, 8(8): 929–960. [Казновский Л. 1915. Материалы по микофлоре окрестностей м. Смелы Киевской губ. 1913 года. *Труды Бюро по прикладной ботанике*, 8(8): 929–960].
- Kharkevych H.S. 1959. Materialy do mikoflory Stalinskoi oblasti. *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].
- Krupa J. 1886. Zapiski mykologiczne przeważnie z okolic Lwowa i z Tatr. *Kosmos*, 11: 270–399.
- Krupa J. 1888. Zapiski mykologiczne z okolic Lwowa i z Podtatrza. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej. Ed. Akademia Umiejętności*, 22(2): 12–47.
- Krupa J. 1889. Zapiski mykologiczne przeważnie z okolic Lwowa i z Karpat Stryjskich. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej. Ed. Akademia Umiejętności*, 23: 141–169.
- Kuzub V.V., Tykhonenko Yu.Ya. 2000. Rust fungi (order Uredinales) of Yalta Mountain-Forest Nature Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 57(4): 454–460. [Кузуб В.В., Тихоненко Ю.Я. 2000. Іржасті гриби (порядок Uredinales) Ялтинського гірсько-лісового природного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 57(4): 454–460].
- Lavitska Z.H. 1957. Mikolohichna flora zelenykh nasadzhen Zakarpatskoi oblasti. In: *Naukovyi shchorichnyk za 1956 rik, Kyivskiy Universytet*, pp. 796–797. [Лавітська З. Г. 1957. Мікологічна флора зелених насаджень Закарпатської області. В зб.: *Науковий щорічник за 1956 рік, Київський університет*, с. 796–797].
- Lavitska Z.H. 1958. Parazytna hrybna flora zelenykh nasadzhen Zakarpatskoi oblasti. In: *Naukovyi shchorichnyk za 1957 rik, Kyivskiy Universytet*, pp. 427–429. [Лавітська З.Г. 1958. Паразитна грибна флора зелених насаджень Закарпатської області. В зб.: *Науковий щорічник за 1957 рік, Київський університет*, с. 427–429].
- Leus L., Van Huylbroeck J. 2007. Identification and occurrence of rust species (*Phragmidium* spp.) on roses in Europe. *Acta Horticulturae*, 751(751): 241–246. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.751.30>
- Lytvynenko Yu.I., Heluta V.P., Starynska N.O. 2021. Microfungi of Mykhailivska Tsilya Nature Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(1): 35–50. [Литвиненко Ю.І., Гелюта В.П., Старинська Н.О. 2022. Мікроміцети Природного заповідника "Михайлівська цілина". *Український ботанічний журнал*, 79(1): 35–50]. <https://doi.org/10.15407/ukrbot79.01.035>
- Lytvynenko Yu.I., Vasylyeva I.V. 2019. Obligate parasitic micromycetes of the Sula valley in Romny District, Sumy Region. *Pryrodnychi nauky*, 16: 31–38. [Литвиненко Ю.І., Васильєва І.В. 2019. Облігатнопаразитні фітотрофні мікроміцети наземних екосистем долини р. Сула Роменського району Сумської області. *Природничі науки*, 16: 31–38].
- Morochkovskiy S.F. 1957. Materials on the mycoflora of the Kamiani Mohyly Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 14(2): 60–68. [Морочковський С.Ф. 1957. Матеріали до мікофлори заповідника "Кам'яні Могили". *Український ботанічний журнал*, 14(2): 60–68].
- Morochkovskiy S.F. 1958a. Materials on the mycoflora of the Striletskyi Steppe Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 15(2): 88–95. [Морочковський С.Ф. 1958а. Матеріали до мікофлори заповідника Стрілецький степ. *Український ботанічний журнал*, 15(2): 88–95].
- Morochkovskiy S.F. 1958b. Materials on the mycoflora of the Mykhailivska Tsilya Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 15(3): 74–82. [Морочковський С.Ф. 1958b. Матеріали до мікофлори заповідника "Михайлівська Цілина". *Український ботанічний журнал*, 15(3): 74–82].
- Namyslowski B. 1911. Prodrum Uredinearum Galiciae et Bukowinae. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 45(3): 65–146.
- Namyslowski B. 1914. Służowce i grzyby Galicyi i Bukowiny. *Pamiętnik Fizyograficzny*, 22(4): 1–151.
- Petrak F. 1925. Beiträge zur Pilzflora Südost-Galiziens und der Zentralkarpathen. *Hedwigia*, 65(6): 179–330.
- Raciborski M. 1909. Mycotheca polonica (Część 1, nr. 1-50). *Kosmos*, 34: 1166–1172.
- Radzievskiy H.G. 1952. Fungal diseases of tree and shrub species of the Izmail Region. *Botanical Journal of National Academy of Ukraine (Ukrainian Botanical Journal)*, 9(3): 66–71. [Радзівський Г.Г. 1952. Грибні хвороби деревних і чагарникових порід Ізмаїльської області. *Ботанічний журнал АН УРСР (Український ботанічний журнал)*, 9(3): 66–71].
- Rayevska I.O., Komaretska K.M. 1949. Do vuvchennya mikoflory Kanivskoho bioheohrafichnoho zapovidnyka. *Naukovi zapysky, Kyivskiy universytet*, 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].

- Ritz C.M., Maier W.F.A., Oberwinkler F., Wissemann V. 2005. Different evolutionary histories of two *Phragmidium* species infecting the same dog rose hosts. *Mycological Research*, 109(5): 603–609. <https://doi.org/10.1017/S0953756205002844>
- Rouppert K., Wróblewski A. 1910. Zapiski grzyboznawcze z Zaleszczyk. *Kosmos*, 35: 260–265.
- Smitska M.F. 1955. Fungal diseases of trees and shrubs of beech forests of Zakarpattia Region. *Botanical Journal of the Academy of Sciences of the Ukrainian RSR (Ukrainian Botanical Journal)*, 12(4): 87–92. [Сміцька М.Ф. 1955. Грибні хвороби деревних та чагарникових порід букових лісів Закарпатської області. *Ботанічний журнал АН УРСР (Український ботанічний журнал)*, 12(4): 87–92].
- Solomakhina V.M., Prudenko M.N. 1998. Fungi (Mycobiota) of Kaniv Reserve. *Pratsi Kanivskoho zapovidnyka*, 11: 5–107. [Соломахіна В.М., Пруденко М.Н. 1998. Гриби (Мycobiota) Канівського заповідника. *Праці Канівського заповідника*, 11: 5–107].
- Spagorov G.E. 1916. Materials on the flora of parasitic fungi of Kharkiv Province. *Trudy Obshchestva ispytateley prirody pri Imperatorskom Kharkovskom universitete*, 61: 149–168. [Спагоров Г.Е. 1916. Материалы к флоре паразитных грибов Харьковской губернии. *Труды Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете*, 61: 149–168].
- Taran M.A. 1988a. Micromycetes-parasites of the northern part of the Ingulets-Dnipro watershed. *Ukrainian Botanical Journal*, 45(2): 69–71. [Таран М.А. 1988а. Мікроміцети — паразити північної частини Інгулецько-Дніпровського межиріччя. *Український ботанічний журнал*, 45(2): 69–71].
- Taran M.A. 1988b. Powdery mildew and rust fungi of technogenic ecosystems of the northern part of the Ingulets-Dnipro watershed. *Ukrainian Botanical Journal*, 45(3): 61–66. [Таран М.А. 1988b. Борошнисто-росяні та іржасті гриби техногенних екосистем північної частини Інгулецько-Дніпровського межиріччя. *Український ботанічний журнал*, 45(3): 61–66].
- Tranzschel V.A. 1902. Materialy dlya mikologicheskoy flory Rossii. I. Spisok gribov, sobrannykh v Krymu v 1891 g. *Travaux du Musée botanique de l'Académie impériale des sciences de St.-Petersbourg*, 1: 47–75. [Траншель В.А. 1902. Материалы для микологической флоры России. I. Список грибов, собранных в Крыму в 1901 г. *Труды ботанического музея Императорской академии наук*, 1: 47–75].
- Tranzschel V.A. 1905. Materialy dlya mikologicheskoy flory Rossii. I. Spisok gribov, sobrannykh v Krymu. II. *Travaux du Musée botanique de l'Académie impériale des sciences de St.-Petersbourg*, 2: 31–47. [Траншель В.А. 1905. Материалы для микологической флоры России. II. Список грибов, собранных в Крыму. II. *Труды ботанического музея Императорской академии наук*, 2: 31–47].
- Tranzschel V.A. 1939. *Conspectus Uredinalium URSS*. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR, 426 pp. [Траншель В.А. 1939. *Обзор ржавчинных грибов СССР*. Москва: Издательство АН СССР, 426 с.].
- Treboux O. 1913. List of parasitic fungi collected in Kharkov Province. [Verzeichnis Parasitischer Pilze aus dem Gouv. Charkow]. *Travaux de la Société des naturalistes à l'Université Imperiale de Kharkiv*, 46: 1–16. [Требу О. 1913. Список паразитических грибов, собранных в Харьковской губ. *Труды Общества испытателей природы при Харьковском университете*, 46: 1–16].
- Tselle M.O. 1925. *Fungal diseases of plants in 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 1923–1924 р.р.* Київ: Київська станція захисту рослин від шкідників (СТАЗРО), 28 с.].
- Tykhonenko Yu.Ya., Dudka I.O. 2005a. Rust fungi of Svyati Hory National Nature Park. *Ukrainian Botanical Journal*, 62(4): 495–499. [Тихоненко Ю.Я., Дудка І.О. 2005а. Іржасті гриби національного природного парку "Святі Гори". *Український ботанічний журнал*, 62(4): 495–499].
- Tykhonenko Yu.Ya., Dudka I.O. 2005b. Rust fungi of Luhansk Nature Reserve. In: *Zbirnyk naukovykh prats Luhanskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu. Seriya Biolohichni nauky. Spetsialnyi випуск "Bioriznomanitnist Luhanskoho pryrodnoho zapovidnyka NAN Ukrainy"*, 56(79): 110–116. [Тихоненко Ю.Я., Дудка І.О. 2005b. Іржасті гриби Луганського природного заповідника. *Збірник наукових праць Луганського національного аграрного університету. Серія Біологічні науки. Спеціальний випуск "Біорізноманітність Луганського природного заповідника НАН України"*, 56(79): 110–116].
- Tykhonenko Yu.Ya., Dudka I.O. 2007. The first records of rust fungi (order *Uredinales*) in Ichnya National Nature Park. *Ukrainian Botanical Journal*, 64(4): 575–580. [Тихоненко Ю.Я., Дудка І.О. 2007. Перші знахідки іржастих грибів (порядок *Uredinales*) в Ічнянському національному природному парку. *Український ботанічний журнал*, 64(4): 575–580].
- Tykhonenko Yu.Ya., Dudka I.O. 2014. The first data on rusts of Synevyr National Nature Park. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(2): 235–238. [Тихоненко Ю.Я., Дудка І.О. 2014. Перші відомості про іржасті гриби Національного природного парку "Синевир". *Український ботанічний журнал*, 71(2): 235–238].
- Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P. 2011. Powdery mildew and rust fungi of Gorgany Nature Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(6): 853–864. [Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. 2011. Борошнисторосяні та іржасті гриби Природного заповідника "Горгань". *Український ботанічний журнал*, 68(6): 853–864].
- Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P. 2014. Rust fungi of Hutsulshchyna National Nature Park. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(4): 489–495. [Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. 2014. Іржасті гриби національного природного парку «Гуцульщина». *Український ботанічний журнал*, 71(4): 489–495].

- Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P., Dudka I.O., Burdyukova L.I., Andrianova T.V. 1994. Parasitic fungi of Kreydova (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].
- Valts Ya.Ya., Rishavi L. 1871. List of the collection of myxomycetes and fungi collected by A.S. Rogovich, Ya.Ya. Valts and L. Rishavi. *Zapiski Kievskago obshchestva estestvoispytateley*, 2(2): 187–195. [Вальц Я.Я., Ришави Л. 1871. Список колекції миксомицетів і грибів, зібраних А.С. Роговичем, Я.Я. Вальцем и Л. Ришави. *Записки Киевского общества естествоиспытателей*, 2(2): 187–195].
- 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. Материали к флоре грибов Южного берега Крыма. *Труды Государственного Никитского ботанического сада*, 33: 193–240].
- 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. *Грибкові захворювання лікарських та етероолійних рослин (макроскопічна та мікроскопічна діагностика)*. Лубни, 48 с.].
- Wilson A.W., Aime M.C. 2014. The rose rust fungus, *Phragmidium tuberculatum*, is widespread in the Americas: first reports from California, Oregon, Massachusetts, and Honduras. *Plant disease*, 98(11): 1581. <https://doi.org/10.1094/PDIS-03-14-0248-PDN>
- Wodziczko A. 1911. Materiały do mykologii Galicyi. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 45(3): 40–57.
- Wróblewski A. 1913. Przyczynek do znajomości grzybów Pokucia. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 47(2): 147–178.
- Wróblewski A. 1914. Przyczynek do znajomości grzybów Podola. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 48(2): 3–15.
- Wróblewski A. 1915. Spis grzybów zebranych na Ziemiach Polskich przez Feliksa Berdaua i Aleksandra Zalewskiego oraz wybranych z zielników Komisji Fizyograficznej Akademii Umiejętności przez Prof. M. Raciborskiego. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 49: 92–125.
- Wróblewski A. 1916. Drugi przyczynek do znajomości grzybów Pokucia i Karpat Pokuckich. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 50: 82–154.
- Wróblewski A. 1922. Wykaz grzybów zebranych w latach 1913–1918 z Tatr, Pienin, Beskidów Wschodnich, Podkarpacia, Podola, Rostocza i innych miejscowości. I. *Phycomycetes, Ustilaginaceae, Uredinales i Basidiomycetes*. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 55/56: 1–50.

Види роду *Phragmidium* (Pucciniales) — паразити шипшин (*Rosa*, *Rosaceae*) в Україні

Ю.Я. ТИХОНЕНКО

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

Реферат. В Україні відмічено 4 види роду *Phragmidium*, які паразитують на представниках роду *Rosa*. *Phragmidium fusiforme* трапляється лише у Карпатах. *Phragmidium rosae-pimpinellifoliae* відмічений лише на Кримському півострові. Значно частіше і ширше в Україні трапляються *P. micronatum* і *P. tuberculatum*. Надійною ознакою для розрізнення цих двох видів є форма верхньої клітини та сосочка теліоспор: у *P. micronatum* вона звужується до верхівки і майже поступово переходить у сосочок, тоді як у *P. tuberculatum* сосочок чітко відмежований від заокругленої верхівки верхньої клітини теліоспори. Цікавою ознакою всіх трьох проілюстрованих у цій роботі видів є раніше не відмічена у мікологічній літературі скрученість верхньої частини ніжки їхніх теліоспор. Робота ілюстрована мікрофотографіями, отриманими за допомогою сканувального електронного мікроскопа.

Ключові слова: біорізноманітність, мікобіота, поширення, *Phragmidiaceae*, *Rosa*



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.229>

RESEARCH ARTICLE

Tamarix laxa (Tamaricaceae) — новий вид флори України

Олександр І. БРОНСКОВ , Олена М. БРОНСКОВА* 

Національний природний парк "Меотида",
Маріупольський район, Донецька область, Україна

* Автор для листування: meotica-mar@ukr.net

Реферат. Повідомляється про першу знахідку нового для флори України виду *Tamarix laxa* з північного узбережжя Азовського моря на Білосарайській косі (територія Національного природного парку "Меотида", Донецька область, Україна). Ми вважаємо, що нове місцезнаходження є крайнім північно-західним пунктом природного ареалу поширення виду. Про зростання представників роду *Tamarix* на Білосарайській косі відомо вже понад 100 років, але *T. laxa* з'явився тут, ймовірно, лише на початку 1990-х років. В еколого-ценотичному аспекті вид приурочений переважно до берегів мілких солонуватих пересихаючих водойм (бакаїв) і займає ту саму екологічну нішу, що й давно відомий на Білосарайській косі вид *T. gracilis*, який включено до Червоної книги України (2009). Представники роду *Tamarix* надійно визначаються лише під час швидкоплинного квітування, тому зростання разом близько споріднених видів утруднює їхнє визначення в інший час. Обговорено діагностичні ознаки для визначення видів роду, що зростають на Білосарайській косі. Зроблено припущення про поступове розширення ареалу *T. laxa* у західному напрямку протягом останніх десятиліть.

Ключові слова: Білосарайська коса, нова знахідка, розширення ареалу, узбережжя Азовського моря, Україна, *Tamarix gracilis*, *Tamarix laxa*

Вступ

Рід *Tamarix* L. у складі світової флори є одним з таких, таксони з якого найбільш складно визначаються, а його систематика доволі заплутана та недостатньо розроблена — різні автори у складі роду визнають від 54 до 95 видів (Baum, 1978; Rusanovich, 1995; Tsarenko et al., 2009; Tsarenko, Tsybalyuk, 2016). Представники роду природно поширені від атлантичного узбережжя Європи до Японського архіпелагу та о. Шрі Ланки,

а також в Африці (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:326334-2>). Центром видоутворення роду є східна частина Передньої і Центральної Азії, а в європейській частині ареалу видове різноманіття тамариксів суттєво зменшується (Gorshkova, 1938). На 1938 р. в роді визнавали 95 видів (Gorshkova, 1938; Baum, 1978). У своїй монографічній обробці B.R. Baum (1978) навів 54 види роду *Tamarix* з 3 секцій та 9 серій. У подальших публікаціях щодо обсягу роду також продовжує спостерігатися "відсутність єдиного

ARTICLE HISTORY. Submitted 13 December 2023. Revised 12 March 2024. Published 29 June 2024

CITATION. Bronskov O.I., Bronskova O.M. 2024. *Tamarix laxa* (Tamaricaceae), a new species in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(3): 229–241. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.229>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2024

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2024

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

ISSN 2415-8860. Український ботанічний журнал. 2024. 81 (3)

229

розуміння обсягу роду та діагностичності ознак видового та надвидового рівнів" (Tsarenko, Tsybalyuk, 2016: 535). Розвиток молекулярно-генетичних методів досліджень в останні 20–30 років надав можливість детальніше вивчити філогенетичні зв'язки між видами, роль гібридизації в утворенні видів, біогеографічні особливості тощо (Gaskin, Schaal, 2003; Gaskin et al., 2004; Gaskin, Shafroth, 2005; Villar et al., 2019). До теперішнього часу дослідники продовжують виділяти та описувати нові види роду *Tamarix* (Villar et al., 2015; Akhani et al., 2019). Система роду досі лишається не повністю розробленою, а тому таксономічні, філогенетичні, флористичні дослідження представників роду тривають (Terrones et al., 2022; Terrones, Juan, 2023).

Белику роботу з вивчення роду *in situ* та *ex situ* у Центральній Азії провів Ф.М. Русанов, який застосовував комплексний підхід: ним широко використовувалися не лише традиційні порівняльно-морфологічні та маршрутно-експедиційні, але й довготривалі фенологічні, екологічні, експериментальні методи досліджень (Rusanov, 1949). Обробка роду для близького до України регіону Нижнього Поволжя з ключами для визначення видів була здійснена І.І. Русанович (Rusanovich, 1995). В цій роботі нею було відмічено, що про необхідність тривалих спостережень за представниками роду в природі і важливість вивчення внутрішньовидової та сезонної мінливості наголошували ще Р. Регель та Ю. Млоковсевич на початку XX століття. Було зроблено висновок, що "*in vivo* морфологические ..., фенологические и экологические характеристики позволяют надежно ... различать виды ... Морфологические признаки и их различия хорошо просматриваются *in vivo*, но практически нивелируются или даже сильно искажаются на сухом гербарном материале" (Rusanovich, 1995: 81). На основі багаторічних досліджень індивідуальної мінливості видів дослідницею було проведено критичний аналіз традиційних діагностичних ознак, деякі з них кваліфіковані як непридатні, а також було запропоновано нові ознаки. У цитованій роботі, як і в більш сучасній (Rusanovich, Laktionov, 2018), для Нижнього Поволжя відмічено 6 видів роду *Tamarix*: *T. gracilis* Willd., *T. hispida* Willd., *T. hohenackeri* Bunge, *T. laxa* Willd., *T. octandra* Bunge, *T. ramosissima* Ledeb. Для північно-західного Кавказу наведено 3 види — *T. hohenackeri*,

T. ramosissima, *T. tetrandra* Pall. ex M. Bieb., і вказано на ймовірність знахідки ще 2 (*T. gracilis*, *T. laxa*) (Zernov, 2006). Для Нижнього Дону (Zozulin, 1984) наведено 5 видів (*T. gracilis*, *T. laxa*, *T. meyeri* Boiss., *T. ramosissima*, *T. tetrandra*), які поширені в південній та східній частинах регіону. З них *T. ramosissima* зростає на засоленних ґрунтах і приморських пісках спорадично в Дону-Сальському та Приазовському районах, часто культивується; *T. gracilis* зрідка трапляється на солонцюватих ґрунтах у південно-східній частині регіону та на узбережжі Азовського моря; *T. laxa* відмічений на солончаках і прибережних пісках кількох районів, у т. ч. Приазовського, розташованого на північному березі Таганрозької затоки, тобто безпосередньо біля території України. С.Г. Горшкова (Gorshkova, 1949) вказувала на поширення *T. laxa* і *T. gracilis* у Нижньо-Донському районі, останній навіть наводила для північно-східного берегу Азовського моря в межах району, однак для території України ці види наведені не були.

Наразі вважається, що в Україні зростає 4 види тамариксів (Skripnik, 1987; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999): *T. gracilis*, *T. hohenackeri*, *T. ramosissima*, *T. tetrandra*. Загалом ці види, крім останнього, природно поширені від Чорного моря (*T. ramosissima* — також від Егейського) до Монголії та Китаю і в нашій країні знаходяться на північно-західній межі свого розповсюдження (Gorshkova, 1938; <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:326334-2>). *Tamarix tetrandra* поширений південніше, від Південно-Східної Європи та Криму до Західної Азії (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:828239-1>), і в Україні вид знаходиться на північній межі свого ареалу. Деякі дослідники ставлять під сумнів наявність в Україні *T. hohenackeri* через неоднозначність відповідних гербарних зразків (Tsarenko, Tsybalyuk, 2016). *Tamarix odessana* Steven ex Bunge (який вважається локальним ендеміком і наводиться тільки для півдня Одеської області: див. Visyulina, 1955) більшість дослідників включає до синонімів *T. ramosissima* (Gorshkova, 1938; Baum, 1978; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). У недавньому критико-таксономічному дослідженні (Tsarenko et al., 2020) для остаточного вирішення питання видової самостійності *T. odessana* пропонується залучити молекулярно-біологічні дані, які на сьогоднішній день відсутні.

Загальне поширення видів роду *Tamarix* в Україні переважно обмежується її південною частиною, перш за все узбережжями Чорного й Азовського морів. Слід, однак, зауважити, що деякі види (*T. ramosissima*, *T. tetrandra* та ін.) та їхні культурні форми широко використовуються в озелененні населених пунктів (Gorshkova, 1938; Tsarenko, 2007) та у лісовому господарстві (Gorshkova, 1938, 1949), звідки можуть потрапляти у природні біотопи. *Tamarix ramosissima* деякими дослідниками флори південного сходу України навіть вважається чужорідним видом (Ostapko et al., 2010).

Найбільш поширений завдяки використанню в лісомеліорації та культурі *T. ramosissima*. Його ареал повністю охоплює узбережжя Чорного й Азовського морів (Gorshkova, 1938), де він трапляється на прибережних пісках і галечниках (Skripnik, 1987). Широко використовується в озелененні рекреаційних закладів північного узбережжя Азовського моря, в тому числі Донецької області (Polyakov et al., 1992). *Tamarix hohenackeri* в Україні росте по морському узбережжю від Сімеїзу до мису Март'ян в Криму (Skripnik, 1987). *Tamarix tetrandra* вказується для морських узбереж'їв і долин рік приморських районів Степу та в Криму (Skripnik, 1987), спорадично — по всьому узбережжю Азовського моря (Kolomiychuk, 2012). *Tamarix gracilis* росте на приморських пісках по узбережжю Азовського моря (Skripnik, 1987; Kolomiychuk, 2012), включений до Червоної книги України з природоохоронним статусом "вразливий" (Kolomiychuk, 2009). У межах України наразі достовірно відомі його місцезростання на Білосарайській (Burda, Ostapko, 1993; Ostapko, 2005), Бердянській та Федотовій (Tyshchenko, 2006; Kolomiychuk, 2012) косах. У 1970-ті роки на Обиточній косі здійснювалися масштабні лісомеліоративні заходи, в ході яких висаджувався в тому числі і *T. gracilis* (Tkachenko et al., 1998); інтродукований також на Арабатській стрілці (Kolomiychuk, 2009). О.В. Тищенко для кіс Азовського моря наводить три види тамариксів: *T. gracilis*, *T. ramosissima*, *T. tetrandra* (Tyshchenko, 2006). На її думку, "Угрупування із домінантною роллю червонокнижного тамариксу стрункого (формація *Tamariceta gracilis*) є раритетними на території кіс Північного Приазов'я. Певну частину їх можна віднести до корінних, власних косам угруповань" (Tyshchenko, 2006: 34).

Для Донецької області на сьогодні вказано два види — *T. gracilis* і *T. ramosissima* (Ostapko et al., 2010).

Матеріали і методи

Дослідження проводились на території Білосарайської коси протягом 2015–2021 рр. загальноприйнятими методами. Ідентифікація зібраних зразків здійснювалась *in vivo* (Rusanovich, 1995). Назви таксонів наведені відповідно до <https://www.ipni.org/>, інформація про їхнє сучасне поширення базується переважно на даних з *Plants Of the World Online* (POWO, 2023–onward).

Геолокація точок зростання виду здійснювалося за допомогою GPS-навігаторів в системі координат EPSG:4326–WGS-84. Географічна інформація оброблялася у вільному програмному забезпеченні QGIS. В якості підкладки для картосхеми використаний шар Open Street Map (<https://www.openstreetmap.org/copyright>).

Гербарні зразки *T. laxa*, зібрані авторами, нині не можуть бути передані до гербарію будь-якої наукової установи України, оскільки залишилися на окупованій РФ території, однак правильність визначення виду було раніше підтверджено О.М. Царенко за наданими нами гербарними зразками.

Регіон досліджень. Білосарайська коса розташована в південно-східній частині України на північному узбережжі Азовського моря в межах Маріупольського району Донецької області, за 20 км на південний захід від м. Маріуполь, і є типовою морською косою азовського типу, що простягається в напрямку з північного сходу на південний захід. Коса акумулятивне походження, основою її формування є морський алювій і виноси річок та балок (пісок, черепашка, матеріал абразії берегів). Геологічний вік Білосарайської коси оцінюється приблизно у 2 тис. років (Mamykina, Hrustalev, 1980). Завдяки алювіальним процесам коса постійно збільшується в розмірах. На цей час ширина її у приматериковій частині становить близько 10 кілометрів, довжина по медіані — трохи більше 12 км. Площа коси — 3,84 тис. га. Висота над рівнем моря не перевищує 3 м. Основа коси прилягає до крутого схилу материкового уступу заввишки 30–50 м, а вузька кінцівка коси у відкритому морі гачкоподібно загнута на північ та утворює так званий "дзендзик".

Рельєф коси рівнинний і слабохвилястий. В дещо піднесений північній частині поширені галофітні луки. Центральна частина низинна і має характерний мікрорельєф. Тут наявні численні закриті мілкі пересихаючі водойми витягнутої форми (так звані бакаї), що простираються з північного заходу на південний схід, вологі солончаки, солончакові болота і галофітні луки. Саме тут зосереджена переважна частина популяцій видів роду *Tamarix*. Підвищені піщані гриви між лиманами зайняті псамофітними степами. Західне узбережжя коси з боку Білосарайської затоки болотисте і вкрите очеретяними заростями. На східному узбережжі коси утворився пісковий береговий вал заввишки до 3 м, який майже по всій довжині коси забудований двома курортними селами — Мелекіне та Білосарайська Коса. У долині р. Мокра Білосарайка, що протікає із західного боку коси і впадає до Білосарайської затоки, знаходяться заболочені гирлові комплекси.

Ґрунтовий покрив Білосарайської коси представлений складним комплексом дернових і дерново-глейових незасолених і слабозасолених ґрунтів різної потужності і розвинутості — на підвищених елементах рельєфу, а також лучно-болотних, солончакових, мулуватопіщаних і мулуваточерепашкових — у зниженнях. У північній і центральній частинах коси ґрунти середньопотужні і потужні незасолені і слабкозасолені глееві, піщані і дернові, із потужністю гумусового горизонту 25–35 см (іноді 70 см) з низьким вмістом гумусу (до 0,5%) (Polyakov et al., 1992).

Територія коси, що прилягає до материкового схилу, розорана. Трохи більше 1 тис. га збережених природних комплексів у вигляді трьох окремих ділянок входять до складу Національного природного парку "Меотида". У січні 2022 року Указом Президента України № 7/2022 ще 540 га території Білосарайської коси були приєднані до національного парку.

Історія досліджень роду *Tamarix* в регіоні. Огляд історії вивчення рослинного світу узбережжя Азовського моря та Північного Приазов'я докладно наведений в праці О.В. Тищенко (Tyshchenko, 2006), тому ми приділимо увагу тільки інформації щодо роду *Tamarix*. Вивчення рослинності прибережних районів Азовського моря в межах Донецької області розпочалось з кінця XIX століття, коли викладачем

Маріупольської Олександрівської гімназії О.Л. Вержбицьким було опубліковано "Список растений, дикорастущих и возделанных в окрестностях г. Мариуполя", в якому наводився і "*Tamarix* Жидовникъ 1 вид" (Verzhbitskiy, 1892: Appendix, p. 48). На жаль, видова приналежність і точне місце зростання рослин не були вказані, що доволі характерно для робіт того періоду. Але вже А.В. Марковський у своїй роботі 1906 року "Геоботаническое описание Мариупольского уезда" згадує Білосарайську косу і тамтешній різко виражений солончак як місце зростання багатьох галофілних видів. Його список "Древесная и кустарная растительность, встречающаяся естественно и в искусственных насаждениях" містить *T. pallasii* Desv. (*T. paniculata* Steven ex DC.) як такий, що "Растет дико на солонцеватом песчаном берегу моря близ Мариуполя" (Markovskiy, 1905: 427). Хоча перша з цих назв наразі є синонімом для *T. ramosissima* (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:828206-1>), а друга — для *T. gracilis* (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:828120-1>), ботаніки XIX–XX сторіч обидві назви застосовували до *T. ramosissima* (Schmalhausen, 1895; Gorshkova, 1949; Visyulina, 1955). Також згадку про тамарикси на Білосарайській косі ми знаходимо в роботі директора Маріупольського краєзнавчого музею І.П. Коваленка, присвяченій створенню заповідників на Маріупольщині: "Рослинності поміж лиманами тепер небагато, бо пасеться тут худоба, проте, хоч і в невеликій кількості, таки збереглися в дикому стані кущі *Tamarix ramosissima* Ledeb." (Kovalenko, 1928: 71). Звертає на себе увагу те, що обидва дослідники підкреслюють природне походження виду в регіоні.

На запрошення І.П. Коваленка в другій половині 1920-х років минулого століття Білосарайську косу відвідав Ю.Д. Клеопов, гербарні збори якого зберігаються в Національному гербарії України — гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Серед них наявний один гербарний лист від 09.06.1927 зі зразком на стадії плодоношення, який був визначений автором як *T. evermannii* C. Presl ex Bunge (нині приймається як синонім *T. ramosissima* (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:828206-1>)). У червні 1990 р. цей зразок було перевизначено І.І. Русанович як *T. gracilis*. По матеріалах з Приазов'я Ю.Д. Клеоповим

було опубліковано кілька флористичних робіт, однак відомості про *Tamarix* в них відсутні (Клеоров, 1926a, 1926b, 1927). У короткому описі рослинності Білосарайської коси, вміщеному в роботі "Рослинність Донбасу (Ботаніко-географічні дослідження на Південно-Східній Україні за останні роки)" (Klokiv, Lavrenko, 1927), рід *Tamarix* також не згадується. Неодноразово в різні сезони бував на Білосарайській косі й С.А. Постригань, і звідти в КВ награв два його гербарні зразки. Перший, з фрагментом рослини у стадії плодоношення, має такі етикетки: "*Tamarix gracilis* Willd. Distr. Mariupol. Білосарайська коса. Надморські піски. 4.VI 1927 р. № 149. Leg., det. С. Постригань" і "*Tamarix gracilis* Willd. 1936. Determ. S. Gorschkova". Другий зразок — у стадії цвітіння: "*Tamarix Pallasii* Desv. Distr. Mariupol. Білосарайська коса. Літоральна смуга. Над морем — (посадка). На піску. 16.VII 1927 р. № 472. Leg., det. С. Постригань" і "*Tamarix ramosissima* Ledeb. V. 1936. Determ. S. Gorschkova". В статті "Рослинність надморських кіс Північного узбережжя Азовського моря" (Postryhan, 1939) про наявність *T. gracilis* ні на Білосарайській, ні на інших косах не згадується, хоча цей вид включено до "Списку рослин кіс північного узбережжя Азовського моря: Бердянської, Білосарайської, Ляпинської, Безіменної, Еланчицької (Самсонової) та Кривої", поданому наприкінці. В основній частині роботи С.А. Постригань серед рослинних угруповань лиманих (мокрих) солончаків кратко описує "Солончаки з заростями *T. ramosissima*" (Postryhan, 1939: 295–296) на основі трьох записів з Бердянської коси від 6 жовтня 1930 р., побіжно згадуючи, що "На інших косах (Білосарайській, Ляпинській) їх менше" (Postryhan, 1939: 295). В липні 1934 і червні 1939 р. тут описували рослинність М.І. Котов та Є.Д. Карнаух. На відміну від попередніх дослідників, вони відмітили для Білосарайської коси лише асоціацію *Tamaricetum tamarici gracile* (Kotov, Karnaukh, 1940). Після цієї роботи усі пізніші ботанічні напрацювання стосувалися угруповань *T. gracilis*. Так, О.Д. Вісюліна у "Флорі УРСР" наводить його для Білосарайської коси по зборах С.А. Постриганя (Visyulina, 1955). Також *T. gracilis* вказується для Північного Приазов'я в праці А.М. Красової (Krasnova, 1973). Від 1970-х років Донецьке Приазов'я досліджувалося вченими Донецького ботанічного саду НАН України, які приділяли увагу як в цілому

Білосарайській косі, так і зокрема представникам роду *Tamarix* (Kondratyuk et al., 1985; Ostapko, 2001; etc.). У 1990-х роках ними було зафіксовано просторове розміщення популяції *T. gracilis* у вигляді картосхеми з коротким описом (Burda, Ostapko, 1993; Ostapko, 2005). Порівняння її зі сучасними даними дозволяє констатувати поступовий ріст чисельності й площі поширення виду за минулий час.

Результати і обговорення

При обстеженні центральної частини Білосарайської коси 20 травня 2014 року вздовж бакаїв нами було виявлено декілька особин тамариксів, які на цей час перебували на стадії плодоношення, на відміну від інших, які тільки квітнули (*T. gracilis*) чи бутонізували (*T. ramosissima*). Фото цих особин з плодами у 2015 році було розміщено на сайті www.plantarium.ru, де О. Гребенюк висловив припущення, що це може бути *T. laxa*. Пізніше фотографії та частина матеріалів були втрачені внаслідок технічного збою сайту.

Згодом, у 2016–2017 рр., нами було обстежено всю Білосарайську косу з метою встановлення видового складу тамариксів та їхнього розповсюдження в межах коси. Достовірно було встановлено зростання тут 4 видів даного роду — *T. gracilis*, *T. ramosissima*, *T. tetrandra* і *T. laxa* (рис. 1). Перші два види неодноразово вказувалися для коси раніше (Polyakov et al., 1992; Ostapko, 2005; Kolomiychuk, 2012 та ін.). Переважна більшість особин *T. gracilis* наразі зосереджена в межах відомого локалітету (Burda, Ostapko, 1993) у ландшафтному заказнику загальнодержавного значення "Білосарайська коса", проте були знайдені й нові місця зростання цього виду, в тому числі в межах с. Білосарайська Коса, де він вирощувався у якості живої огорожі. *Tamarix ramosissima* розповсюджений переважно в культурі, він відмічений нами в усіх прилеглих селищах. Окремі особини трапляються в природному середовищі на баках, також великий спонтанний осередок зростання цього виду утворився у стихійному кар'єрі з видобутку піску в північній частині коси. Попри те, що *T. tetrandra* виявлений нами в межах с. Білосарайська Коса та в штучних насадженнях у північній частині коси, спонтанних осередків поширення цього виду виявлено не було. Було також встановлено

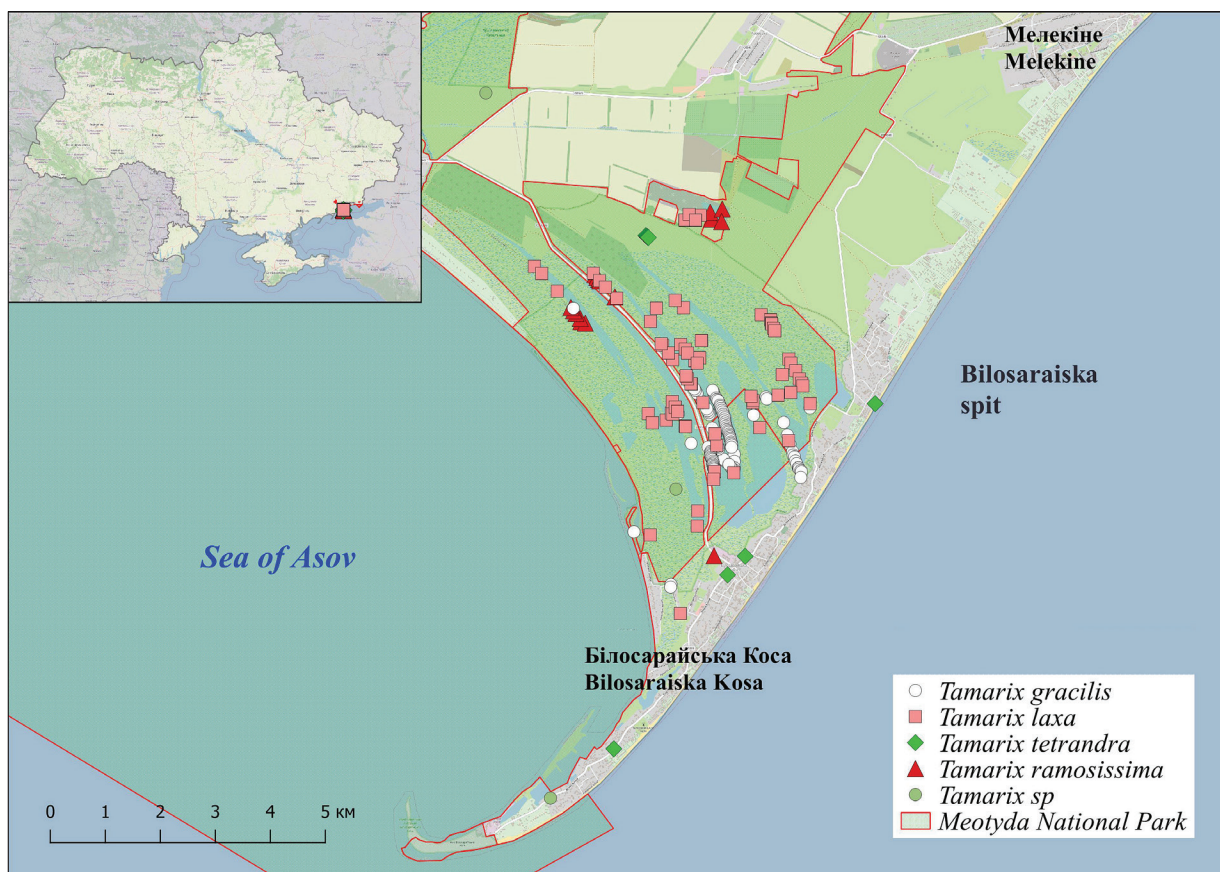


Рис. 1. Поширення видів роду *Tamarix* на Білосарайській косі

Fig. 1. Distribution of *Tamarix* species in the Bilosaraiska Spit area

зростання нового для України виду тамариксів — *Tamarix laxa* Willd. (рис. 2).

Tamarix laxa Willd. in Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin 1812–1813: 82 (1816); Горшк. Фл. СССР, 15: 302. 1949; Baum, Fl. Europ. 2: 294. 1968. — Тамарикс пухкий.

Від інших наявних на нашій території тамариксів *T. laxa* добре відрізняється *in vivo* під час квітучості (рис. 3), яке відбувається дуже швидко. Це найбільш ранньоквітучий вид, у повній відповідності до спостережень Ф.М. Русанова (Rusanov, 1949) та І.І. Русанович (Rusanovich, 1995). На Білосарайській косі бутонізація *T. laxa* може починатися в останніх числах квітня, а масове квітучість залежно від погодних умов року може припадати на період з 3 по 22 травня і триває близько тижня. Вид квітує трохи раніше від *T. tetrandra*, у якого масове цвітіння спостерігається 6–25 травня, а у *T. gracilis* найперші квітки тільки починають відкриватися,

коли у *T. laxa* квітучість вже доходить кінця (табл. 1). Однак, якщо *T. laxa* і *T. tetrandra* мають лише прості суцвіття на старих гілках і швидко завершують квітучість, *T. gracilis* майже одразу на додаток до простих суцвіть здатен продукувати складні суцвіття на старих або молодих пагонах, за рахунок чого продовжує квітучість до двох-трьох тижнів. Виключно складні суцвіття має *T. ramosissima*, який квітує пізніше за інші види (на початку літа) і часто має повторне квітучість протягом літніх місяців і навіть початку осені.

Як і в *T. tetrandra*, у *T. laxa* квітки 4-членні, а пелюстки відігнуті назад. Але його квітки сидять на видовжених квітконіжках, за рахунок чого його вкорочені суцвіття виглядають широкими й рихлими, тоді як у *T. tetrandra* квітки майже сидячі, а суцвіття помітно довгі та вузькі. Перші весняні суцвіття *T. gracilis* мають 4-членні квітки на досить довгих квітконіжках (але на

відміну від попередніх видів віночок має чашо-подібну форму), мають домішку 5-членних квіток, доля яких збільшується у складних суцвіттах. Для *T. ramosissima* характерним є 5-членний бубонцеподібний віночок, з якого під час квітучання висувуються пиляки. Основні відмінності між видами роду *Tamarix*, які зростають на досліджуваній території, подано в Таблиці 1. Сезонна мінливість суцвіть і квіток в їхньому складі, як і широкий діапазон індивідуальної мінливості, є дуже суттєвими факторами, які впливають на визначення видів даного роду.

Квітки *T. laxa* запилюються виключно перехресно. При цьому приймочки дозрівають раніше пиляків. Квітучання проходить дружно за один-півтора тижні. Насіння дозріває приблизно на дванадцятий день після запліднення квіток. Молоді рослини ростуть повільно і починають квітнути лише на третій рік (Rusanov, 1949).

Tamarix laxa розповсюджений від південно-західної РФ, Північного Кавказу й Східного Ірану через західний Сибір і країни Центральної Азії до Монголії та Китаю (Hassler, 2023; POWO, 2023–onward). Відомо про окреме зростання у Македонії (Micevski, 1995), яке потребує уточнення. Найближче до Білосарайської коси вид відмічений у флорі Нижнього Дону, де він трапляється в Приазовському районі (Zozulin, 1984). Крім того, у 2017 р. виявлено зростання виду на Сазальницькій косі в околицях с. Шабельське Щербинівського району (Lyubchenko, 2017), а у 2022 р. — в Приазовському заказнику в межах Слов'янського району Краснодарського краю РФ (Perevozov, 2022). Наявність цього виду на суміжних з Донецьким Приазов'ям територіях, ознаки поступового просування його в західному напрямку і відсутність відомостей про використання *T. laxa* в лісомеліорації в Україні (Polyakov et al., 1992; Tyshchenko, 2006) дозволяє нам припустити природне походження виду на Білосарайській і, можливо, Кривій косах.

На відміну від *T. gracilis*, який на Білосарайській косі розмножується переважно вегетативно (Ostapko, 2005) і зазвичай росте в один ряд у вигляді довгих прибережних смуг і лише зрідка — поодинокі, *T. laxa* зростає переважно поодинокими кущами, рясно квітує, продукує багато насіння та успішно розмножується генеративно. Висока насіннева продуктивність і анемохорний спосіб розповсюдження діаспор обумовлюють порівняно з *T. gracilis* більш рівномірний



Рис. 2. *Tamarix laxa* на Білосарайській косі. 08.05.2016

Fig. 2. *Tamarix laxa* in the Bilosaraiska Spit. 08.05.2016

розподіл цього виду по території Білосарайської коси (рис. 1), а за оптимальних умов закинутого заболоченого піщаного кар'єру в північній частині коси масові зарості молодих особин *T. laxa* під час квітучання створюють суцільний рожевий аспект на площі біля 5 га. В останні роки процес заростання кар'єру особливо активізувався і набув вибухового характеру.

Загальна кількість дорослих генеративних рослин *T. laxa* (за виключенням вищезгаданого кар'єру) станом на 2018 р. налічувала близько 60 генеративних особин. Вид представлений екземплярами різного віку й розміру — від найменших сіянців до куща 2,4 м заввишки. Згідно з оцінкою за річними кільцями вік найвищої рослини у 2018 р. становив мінімум 25 років, тому можна припустити, що *T. laxa* з'явився на Білосарайській косі не пізніше початку 90-х років минулого сторіччя. Станом на 2021 рік кількість молодих квітучих рослин висотою 0,5–1 м по берегах бакаїв значно збільшилась, що може бути пов'язано зі зміною екологічних умов внаслідок потепління клімату.

На Білосарайській косі *T. laxa* в еколого-ценотичному плані майже повністю подібний до *T. gracilis* і займає досить вузьку екологічну нішу. В наших умовах обидва види зростають поряд навколо мілких солонуватих, як правило, пересихаючих влітку водойм на вузькій (1–3 м) смузі піску, утворюючи спільні угруповання стрічкового типу, які за домінантною класифікацією належать до формації *Tamariceta gracilis*. На приморському літоральному валу *T. laxa* нами не



Рис. 3. Суцвіття видів роду *Tamarix* з Білосарайської коси. А: *T. gracilis*. 08.05.2016; В: *T. laxa*. 08.05.2016; С: *T. ramosissima*. 07.06.2015; D: *T. tetrandra*. 13.05.2016

Fig. 3. Inflorescences of species of the genus *Tamarix* from the Bilosaraiska Spit. A: *T. gracilis*. 08.05.2016; B: *T. laxa*. 08.05.2016; C: *T. ramosissima*. 07.06.2015; D: *T. tetrandra*. 13.05.2016

Таблиця 1. Ключові ознаки *in vivo* видів роду *Tamarix*, які зростають на Білосарайській косі
Table 1. Key characteristics *in vivo* of *Tamarix* species growing in the Bilosaraiska Spit

Ознака	Вид			
	<i>T. tetrandra</i>	<i>T. laxa</i>	<i>T. gracilis</i>	<i>T. ramosissima</i>
Загальний період квітнення	06.05–25.05	03.05–22.05	08.05–10.06	05.06–30.06
Період квітнення рослини	Близько тижня	Близько тижня	Близько 2–3 тижнів, розтягнуте за рахунок утворення суцвіть на молодих пагонах	Близько 3 тижнів, часто буває повторне квітнення в серпні–жовтні
Суцвіття	Тільки прості китицеподібні бічні на старих гілках, помітно вузькі (2–8 см завд., 3–7 мм завш.)	Тільки прості китицеподібні бічні, поодинокі, іноді пучкуваті, завжди на старих гілках, короткі, широкі та рихлі (1,0–2,5(3) см завд., 4–10 мм завш.), зазвичай закінчуються "віялом" з 3–4 квіток	Перші — прості китицеподібні бічні на старих гілках, помірно довгі й широкі (2–6 см завд., 4–10 мм завш.), зазвичай закінчуються однією квіткою; майже одразу з'являються складні верхівкові на молодих пагонах (до 20 см завд.)	Тільки верхівкові, складні китице- або волотеподібні (до 40–50 см завд.) на молодих пагонах, які складаються з вузьких і довгих (до 8 см завд.) китицеподібних простих суцвіть
Квітконіжки	Майже відсутні	При квітванні (2,0)2,5–4,0 мм завд.	(1,2)1,5–2,5 мм завд.	Відсутні або дуже короткі, при квітванні до 0,5 мм завд.
Приквітки	Можуть доходити до краю чашолистиків	У 2–3 рази коротші за квітконіжки	В 1,5–2 рази коротші за квітконіжки	Можуть перевищувати чашолистки
Квітки	Тільки 4-членні	Тільки 4-членні	У перших простих суцвіттях 4-членні чи з домішкою 5-членних, у складних суцвіттях доля 5-членних зростає	Тільки 5-членні
Віночки	Широко розкриті, пелюстки відігнуті назад	Широко розкриті блюдцеподібні, пелюстки зазвичай відігнуті назад	Від чашоподібних, до (широко) дзвоникоподібних, пелюстки не відігнуті назад	Зімкнуті, бубонцеподібні, майже не відкриваються

зафіксований, але там трапляються поодинокі особини *T. gracilis*. Зазвичай проєктивне покриття тамариксів в угрупованні становить 15–60%. Трав'яний ярус місцями досить розріджений, місцями — густий (від 10 до 80%), і являє собою мозаїку з різним складом домінуючих видів. Його домінантами, як правило, виступають *Artemisia santonica* Lam., *Limonium caspium* (Willd.) Gams, *Salicornia perennans* Willd., *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. Високу частоту трапляння в таких угрупованнях мають *Heliotropium sibiricum* (L.) J.I.M. Melo (*Argusia sibirica* (L.) Dandy), *Juncus gerardii* Loisel., *Limonium meyeri* (Boiss.) Kuntze, *Senecio vernalis* Waldst. & Kit., *Thinopyrum elongatum* (Host) D.R. Dewey (*Elytrigia elongata*

(Host) Nevski), низьку — *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. s. l. Їхнє часткове проєктивне покриття може варіювати в широкому діапазоні (1–40%).

Синтаксономія угруповань за участю видів роду *Tamarix* на засадах еколого-флористичної класифікації на даний час недостатньо розроблена. В межах України традиційно такі угруповання відносили до класу *Nerio-Tamaricetea* Br.-Bl. et O. de Bolos 1958 (олеандро-тамариксові чагарникові угруповання Середземномор'я) (Kolomiychuk, 2018). В 2015 р. на основі досліджень рослинності долини Нижньої Волги виділено клас *Tamaricetea arceuthoidis* Akhani et Mucina 2015 галерейних лісів континентальних опустелених

регіонів Східної Європи (Akhani, Mucina, 2015), що на території України поки не відмічений. Так, угруповання *T. ramosissima* в районі дельти Дунаю та Дніпра, що досить детально вивчені, авторами "Продромуса рослинності України" віднесені до класу *Salicetea purpureae* Moog 1958, який об'єднує угруповання власне заплавної деревно-чагарникової рослинності (Dubyna et al., 2019). Нещодавно В.П. Коломійчуком з коси Федотової та коси Бірючий острів Азовського моря була провізорно описана асоціація *Tamaricetum gracilis* у складі союзу *Artemisia scopariae-Tamaricion ramosissimae* Simon et Dihoru 1963 порядку *Tamaricetalia ramosissimae* Borza et Boşcaiu 1965, віднесеного до класу *Nerio-Tamaricetea* (Kolomiychuk, Litvynska, 2017). Вона поширена в смугі приморських дюн, а в її трав'яному ярусі наявні літоральні та бур'янові види (*Crambe maritima* L., *Leymus sabulosus* (M. Bieb.) Tzvelev, *Eryngium maritimum* L., *Bromus tectorum* L. (*Anisantha tectorum* (L.) Nevski) і т. п.). Вважаємо, що для віднесення угруповань за участі *T. gracilis* і *T. laxa* на Білосарайській косі до конкретних асоціацій необхідні подальші дослідження.

Рослини з ознаками, аналогічними ознакам *T. laxa*, були у 2014 р. нами виявлені також на Кривій та Самсоновій косах, однак у терміни, неоптимальні для надійного визначення. За відсутністю гербарних зборів з цих територій, підтвердження їхнього видового статусу полишаємо на майбутнє.

Висновки

Таким чином, для території Білосарайської коси встановлено зростання чотирьох видів роду *Tamarix*, з яких *T. gracilis* є аборигенним, *T.*

ramosissima — здавна використовується в культурі і його аборигенність дуже сумнівна попри те, що він трапляється і в природних умовах, *T. tetrandra* на території коси росте тільки в культурі, а також новий вид для території України — *T. laxa*. Враховуючи достатню вивченість території Північного Приазов'я в ботанічному аспекті, здатність *T. laxa* до активного генеративного розмноження і виявлення нових осередків зростання виду, вважаємо, що цей вид поступово розширює свій ареал у західному напрямку, що підтверджується знахідкою в 2023 р. другого місцезростання *T. laxa* в Україні на Керченському півострові неподалік с. Уварове (<https://www.inaturalist.org/observations/162932661>). Ймовірно, слід очікувати його подальших знахідок на північному узбережжі Азовського моря на захід від Білосарайської коси.

Подяки

Висловлюємо щирі вдячності Д.С. Винокурову та В.П. Коломійчуку за допомогу в пошуку необхідних літературних джерел, Г.В. Бойко — за надані фото гербарних зразків, і особливо О.М. Царенко — за підтвердження правильності визначення зразків *T. laxa* з досліджуваної нами території.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

О.І. Bronskov:  <https://orcid.org/0000-0002-3265-3810>
О.М. Bronskova:  <https://orcid.org/0000-0002-7762-7229>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Akhani H., Mucina L. 2015. The *Tamaricetea arceuthoidis*: a new class for the continental riparian thickets of the Middle East, Central Asia and the subarid regions of the Lower Volga valley. *Lazarova*, 36: 61–66. <http://dx.doi.org/10.5209/rev-LAZA.2015.v36.50200>
- Akhani H., Samadi N., Noormohammadi A., Borsch T. 2019. A new species of *Tamarix* (*Tamaricaceae*) from Hormozgan Province, S Iran, supported by morphology and molecular phylogenetics. *Willdenowia*, 49(1): 127–139. <https://doi.org/10.3372/wi.49.49113>
- Baum B.R. 1978. *The genus Tamarix*. Jerusalem: Israel Academy of Sciences and Humanities, xii + 210 pp.
- Burda R.I., Ostapko V.M. 1993. Фитосоциологическая роль заказника "Белосарайская коса". *Интродукция и акклиматизация растений*, 20: 3–11. [Бурда Р.И., Остапко В.М. 1993. Фитосоциологическая роль заказника "Белосарайская коса". *Интродукция и акклиматизация растений*, 20: 3–11].
- Gaskin J.F., Schaal B.A. 2003. Molecular phylogenetic investigation of U.S. invasive *Tamarix*. *Systematic Botany*, 28(1): 86–95. <http://dx.doi.org/10.1043/0363-6445-28.1.86>

- Gaskin J.F., Shafroth P.B. 2005. Hybridization of *Tamarix ramosissima* and *T. chinensis* (saltcedars) with *T. aphylla* (athel) (*Tamaricaceae*) in the southwestern USA determined from DNA sequence data. *Madroño*, 52(1): 1–10. [https://doi.org/10.3120/0024-9637\(2005\)52\[1:HOTRAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3120/0024-9637(2005)52[1:HOTRAT]2.0.CO;2)
- Gaskin J.F., Ghahremani-nejad F., Zhang D.-Y., Londo J.P. 2004. A systematic overview of *Frankeniaceae* and *Tamaricaceae* from nuclear rDNA and plastid sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91(3): 401–409. <https://www.jstor.org/stable/3298617>
- Gorshkova S.G. 1938. Conspectus specierum generis *Tamarix* L. in URSS crescentium. In: *Notulae systematicae ex Herbario Instituti Botanici nomine V.L. Komarovii Academiae Scientiarum URSS*. Vol. 7, Issue 4. Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR, pp. 75–98. [Горшкова С.Г. 1938. Обзор видов рода *Tamarix* L. СССР. В кн.: *Ботанические материалы гербария Ботанического института АН СССР*. Т. 7, Вып. 4. Ленинград: Издательство АН СССР, с. 75–98].
- Gorshkova S.G. 1949. *Tamaricaceae*. In: *Flora URSS*. Т. 15. Eds B.K. Shishkin, E.G. Bobrov. Moscow; Leningrad: Izdatelstvo Akademii nauk SSSR, pp. 276–327. [Горшкова С.Г. 1949. *Tamaricaceae*. В кн.: *Флора СССР*. Т. 15. Ред. Б.К. Шишкин, Е.Г. Бобров. Москва; Ленинград: Издательство Академии наук СССР, с. 276–327].
- Dubyna D.V., Dziuba T.P., Iemelanova S.M., Bagrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Gapon S.V., Gapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzkyi T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsailo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Shelyag-Sosonko Yu.R., Iakushenko D.M. 2019. *Prodrome of the Vegetation of Ukraine*. Eds D.V. Dubyna, T.P. Dziuba. Kyiv: Naukova Dumka, 782 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Ємельянова С.М., Багрикова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецкий Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Коніщук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. *Продромус рослинності України*. Відп. ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 782 с.].
- Hassler M. 2023. *Tamarix laxa* Willd. In: *World Plants: Synonymic Checklists of the Vascular Plants of the World* (version 18.1, Nov 2023). Available at: <https://www.catalogueoflife.org/data/taxon/54MD3> (Accessed 11 December 2023).
- Kleopov Yu.D. 1926a. Materialy dlya flory Nadazov'ya. *Ukrainian Botanical Journal*, 3: 28–34. [Клеопов Ю.Д. 1926а. Матеріали для флори Надзав'я. *Український ботанічний журнал*, 3: 28–34].
- Kleopov Yu.D. 1926b. Novi y malovidomi roslyny Mariupolskoi okruhy. *Bulletin du Jardin Botanique de Kieff*, 4: 16–21. [Клеопов Ю.Д. 1926b. Нові й маловідомі рослини Маріупольської округи. *Вісник Київського ботанічного саду*, 4: 16–21].
- Kleopov Yu.D. 1927. Uvahy do deyakykh roslyn ukrainskoi flory. *Visnyk Kyivskoho botanichnoho sadu*, 5–6: 84–88. [Клеопов Ю.Д. 1927. Уваги до деяких рослин української флори. *Вісник Київського ботанічного саду*, 5–6: 84–88].
- Klokiv [Klov] M., Lavrenko Ye. 1927. Roslynnist Donbasu (Botaniko-heohrafichni doslidy na Pivdenno-Skhidniy Ukraini za ostanni roky). *Chervonyi Shlyakh*, 8–9: 193–212. [Клоків М., Лавренко Є. 1927. Рослиність Донбасу (Ботаніко-географічні дослідження на Південно-Східній Україні за останні роки). *Червоний Шлях*, 8–9: 193–212].
- Kolomiychuk V.P. 2009. *Tamarix gracilis*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 607. [Коломійчук В.П. 2009. Тамарикс стрункий *Tamarix gracilis* Willd. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 607].
- Kolomiychuk V.P. 2012. *Synopsis of Vascular Plants Flora in the Coastal Zone of the Azov Sea*. Ed. T.L. Andrienko. Kiev: Alterpress, 300 pp. [Коломійчук В.П. 2012. *Конспект флори сосудистых растений береговой зоны Азовского моря*. Под ред. Т.Л. Андриенко. Киев: Альтерпрес, 300 с.].
- Kolomiychuk V.P. 2018. Syntaksonomiya ta flora derevnoi ta chaharnykovoi roslynnosti berehovoi zony Azovskoho moriya. In: *Floristic and cenotic diversity in recovering, protection and preservation of the plant world*. Kyiv: Lira-K, pp. 10–23. [Коломійчук В.П. Синтаксономія та флора деревної та чагарникової рослинності берегової зони Азовського моря // В кн.: *Флористичне і ценотичне різноманіття у відновленні, охороні та збереженні рослинного світу*. Київ: Ліра-К, с. 10–23].
- Kolomiychuk V.P., Litvynska S.A. 2017. Derevna roslynnist berehovoi zony Azovskoho moriya. In: *Suchasni fitosozologichni doslidzhennya v Ukraini: zbirka naukovykh prats*. Kyiv: Talkom, pp. 26–34. [Коломійчук В.П., Литвинська С.А. 2017. Деревна рослинність берегової зони Азовського моря. В зб.: *Сучасні фітосозологічні дослідження в Україні: збірка наукових праць*. Київ: Талком, с. 26–34].
- Kondratyuk E.N., Burda R.I., Ostapko V.M. 1985. *Konspekt flory yugo-vostoka Ukrainy: Sosudistye rasteniya*. Kiev: Naukova Dumka, 272 pp. [Кондратюк Е.Н., Бурда Р.І., Остапко В.М. 1985. *Конспект флоры юго-востока Украины: Сосудистые растения*. Киев: Наукова думка, 272 с.].
- Kotov M.I., Karnaukh Ye.D. 1940. Roslynnist zapovidnykiv Stalinskoi oblasti. *Botanichnyi Zhurnal AN URSS*, 1(3–4): 335–352. [Котов М.І., Карнаух Є.Д. 1940. Рослиність заповідників Сталінської області. *Ботанічний журнал АН УРСР*, 1(3–4): 335–352].
- Kovalenko I.P. 1928. Zapovidnyky na Mariupilshchyni. In: *Naturschutz in Ukraine*. Vol. 2. Eds O. Fedorovskiy, Ye. Lavrenko. Kharkiv: Das Ukrainische Naturschutz Komitee, pp. 68–88. [Коваленко І.П. 1928. Заповідники на Маріупільщині. В кн.: *Охорона пам'яток природи на Україні*. Збірник 2. Ред. О. Федоровський, Є. Лавренко. Харків: Український комітет охорони пам'яток природи, с. 68–88].

- Krasnova A.M. 1973. Ekologichnyi ta arealohichnyi analiz flory Pivnichnoho Pryazov'ya. *Ukrainian Botanical Journal*, 30(5): 578–583. [Краснова А.М. 1973. Екологічний та ареалогічний аналіз флори Північного Приазов'я. *Український ботанічний журнал*, 30(5): 578–583].
- Lyubchenko A. 2017. *Tamarix laxa*. In: *Plantarium: Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide*. Available at: <http://www.plantarium.ru/page/image/id/508022.html> (Accessed 17 July 2020).
- Mamykina V.A., Khrustalev Yu.P. 1980. *Beregovaya zona Azovskogo morya*. Rostov-na Donu: Izdatelstvo Rostovskogo universiteta, 176 pp. [Мамыкина В.А., Хрусталеv Ю.П. 1980. *Береговая зона Азовского моря*. Ростов-на-Дону: Издательство Ростовского университета, 176 с.].
- Markovskiy A.V. 1905. Geobotanicheskoe opisanie Mariupolskogo uyezda. *Annales de L'Institut agronomique de Moscou*, 11: 348–454. [Марковский А.В. 1905. Геоботаническое описание Мариупольского уезда. *Известия Московского сельскохозяйственного института*, 11: 348–454].
- Micevski K. 1995. *Flora of Republic of Macedonia*. Vol. 1(3). Skopje: Macedonian Academy of Sciences and Arts, pp. 401–772.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, xxiii + 345 pp. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Ostapko V.M. 2001. *Raritetniy florofond yugo-vostoka Ukrainy (khorologiya)*. Donetsk: Lebed, 121 pp. [Остапко В.М. 2001. *Раритетный флорофонд юго-востока Украины (хорология)*. Донецк: ООО "Лебедь", 121 с.].
- Ostapko V.M. 2005. *Eidological, population and coenotic foundations of phytosozology in the south-east of Ukraine*. Donetsk: Lebed, 408 pp. [Остапко В. М. 2005. *Эйдологические, популяционные и ценотические основы фитосоэологии на юго-востоке Украины*. Донецк: ООО "Лебедь", 408 с.].
- Ostapko V.M., Boiko G.V., Mosyakin S.L. 2010. *Vascular plants of the Southeast of Ukraine*, Donetsk: Knowledge Publ., 247 pp. [Остапко В.М., Бойко А.В., Мосякин С.Л. 2010. *Сосудистые растения юго-востока Украины*. Донецк: Ноу-лидж, 247 с.].
- Perevozov A. 2022. *Tamarix laxa* Willd. In: *Plantarium: Plants and lichens of Russia and neighboring countries: open online galleries and plant identification guide*. Available at: <https://www.plantarium.ru/page/image/id/729455.html> (Accessed 11 December 2023).
- POWO. 2023–onward. *Plants of the World Online*. Available at: <https://powo.science.kew.org/> (Accessed 13 December 2023).
- Polyakov A.K., Malyugin I.E., Tarabrin V.P., Korolev V.V. 1992. *Drevesnye nasazhdeniya v optimizatsii tekhnogennoy i rekreatsionnoy sredy Priazov'ya*. Kiev: Naukova Dumka, 172 pp. [Поляков А.К., Малюгин И.Е., Тарабрин В.П., Королев В.В. 1992. *Древесные насаждения в оптимизации техногенной и рекреационной среды Приазовья*. Киев: Наукова думка, 172 с.].
- Postrynhan S.A. 1939. Roslynnist nadmorskykh kis pivnichnoho uzberezhzhya Azovskoho morya. *Naukovi zapysky Kharkivskoho Derzhavnoho pedahohichnoho instytutu*, 1: 269–319. [Постригань С.А. 1939. Рослинисті надморських кіс північного узбережжя Азовського моря. *Наукові записки Харківського Державного педагогічного інституту*, 1: 269–319].
- Rusanov F.N. 1949. *Sredneaziatskie tamariksy*. Tashkent: Izdatelstvo AN UzSSR, 157 pp. [Русанов Ф.Н. 1949. *Среднеазиатские тамариксы*. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 157 с.].
- Rusanovich I.I. 1995. Tamarisks of the Lower Volga Regions. In: *Bulletin of the Main Botanical Garden*. Vol. 171. Moscow: Nauka, pp. 80–89. [Русанович И.И. 1995. Тамариксы Нижнего Поволжья. В кн.: *Бюллетень Главного ботанического сада*. Вып. 171. Москва: Наука, с. 80–89].
- Rusanovich I.I., Laktionov A.P. 2018. *Tamaricaceae*. In: *Flora Nizhnego Povolzh'ya. Razdelnolepestnye dvudolnye tsvetkovye rasteniya*. Vol. 2, Part 2. Ed. N.M. Reshetnikova. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, pp. 334–342. [Русанович И.И., Лактионов А.П. 2018. *Tamaricaceae* Link. В кн.: *Флора Нижнего Поволжья. Раздельнолепестные двудольные цветковые растения*. Т. 2, Ч. 2. Отв. ред. Н.М. Решетникова. Москва: Товарищество научных изданий КМК, с. 334–342].
- Schmalhausen I.F. 1895. *Flora Sredney i Yuzhnoy Rossii, Kryma i Severnogo Kavkaza*. Vol. 1. Kyiv: Kushnerev i Ko, 468 pp. [Шмальгаузен И.Ф. 1895. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа*. Т. 1. Киев: Тип. Т-ва печ. дела и торг. И.Н. Кушнерев и Ко в Москве, Киевск. отд-ние, 468 с.].
- Skiprik N.P. 1987. *Tamaricaceae*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. Ed. Yu.N. Prokudin. Kiev: Naukova Dumka, p. 130. [Скрипник Н.П. 1987. *Tamaricaceae*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Ред. Ю.Н. Прокудин. Киев: Наукова думка, с. 130].
- Terrones A., Juan A. 2023. First dated phylogenetic reconstruction of the genus *Tamarix* (Tamaricaceae): biogeographical implications and hybridization processes in the Mediterranean Basin. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 203(3): 209–226. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boad025>
- Terrones A., van der Bank M., Moreno J., Juan A. 2022. DNA barcodes and microsatellites: how they complement for species identification in the complex genus *Tamarix* (Tamaricaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 60(5): 1140–1157. <https://doi.org/10.1111/jse.12830>
- Tkachenko V.S., Kucheryavaya L.F., Tyshchenko O.V. 1998. Longstanding changes and modern vegetation state of [the] Ob-tychna Spit. *Ukrainian Botanical Journal*, 55(6): 639–647. [Ткаченко В.С., Кучерява Л.Ф., Тищенко О.В. 1998. Багаторічні зміни та сучасний стан рослинності Обитічної коси. *Український ботанічний журнал*, 55(6): 639–647].

- Tsarenko O.M. 2007. Tamarykсы Ukrainy za umov urbanizovanoho seredovyscha. In: *Roslyny ta urbanizatsiya: materialy pershoi mizhnarodnoi naukovy-praktychnoi konferentsii*. Dnipropetrovsk: Kunytsa, pp. 232–233. [Царенко О.М. 2007. Тамарикси України за умов урбанізованого середовища. В зб.: *Рослини та урбанізація: матеріали першої міжнародної науково-практичної конференції* (Дніпропетровськ, 21–23 листопада 2007 р.). Дніпропетровськ: Куніца, с. 232–233].
- Tsarenko O.M., Shevchenko V.H., Nasteka T.M. 2009. Istoriya vyvchennya ta diahnostychni oznaky vydiv rodu *Tamarix* L. In: *Perspektyvy rozvytku suchasnoi biolohii: tendentsii ta napryamky: materialy II Vseukrainskoi naukovy-praktychnoi konferentsii pam'yati M.M. Hryshka*. Hlukhiv, pp. 145–147. [Царенко О.М., Шевченко В.Г., Настека Т.М. 2009. Історія вивчення та діагностичні ознаки видів роду *Tamarix* L. У зб.: *Перспективи розвитку сучасної біології: тенденції та напрямки: матеріали II Всеукраїнської науково-практичної конференції пам'яті М.М. Гришка* (Глухів, 8–9 жовтня 2009 р.). Глухів, с. 145–147].
- Tsarenko O.M., Tsymbalyuk Z.M. 2016. Palynomorphology peculiarities of species of the genus *Tamarix* (*Tamaricaceae*) represented in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(6): 535–544. [Царенко О.М., Цимбалюк З.М. 2016. Паліноморфологічні особливості видів роду *Tamarix* (*Tamaricaceae*), представлених у флорі України. *Український ботанічний журнал*, 73(6): 535–544]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.06.535>
- Tsarenko O.M., Fedoronchuk M.M., Vakulenko T.B., Shykhaleeva G.M. 2020. To the issue of species independence *Tamarix odessana* Steven ex Bunge. *Chornomorski Botanical Journal*, 16(3): 180–190. [Царенко О.М., Федорончук М.М., Вакулєнко Т.Б., Шихалєєва Г.М. 2020. До питання про видову самостійність *Tamarix odessana* Steven ex Bunge. *Чорноморський ботанічний журнал*, 16(3): 180–190]. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2020-16-3-1>
- Tyshchenko O.V. 2006. *Vegetation of the Northern Azov Sea coast's maritime spits*. Kyiv: Phytosociocentre, 156 pp. [Тищенко О.В. 2006. *Рослинність приморських кіс північного узбережжя Азовського моря*. Київ: Фітосоціоцентр, 156 с.].
- Verzhbitskiy O.L. 1892. Zametki o flore okrestnostey g. Mariupolya. In: *Mariupol i ego okrestnosti*. Mariupol, pp. 454–456, Appendix pp. 47–55. [Вержбицкий О.Л. 1892. Заметки о флоре окрестностей г. Мариуполя. В кн.: *Мариуполь и его окрестности*. Мариуполь, с. 454–456, Приложения с. 47–55].
- Villar J.L., Alonso M.A., Juan A., Gaskin J.F., Crespo M.B. 2019. Out of the Middle East: new phylogenetic insights in the genus *Tamarix* (*Tamaricaceae*). *Journal of Systematics and Evolution*, 57(5): 488–507. <https://doi.org/10.1111/jse.12478>
- Villar J.L., Turland N.J., Juan A., Gaskin J.F., Alonso M.A., Crespo M.B. 2015. *Tamarix minoa* (*Tamaricaceae*), a new species from the island of Crete (Greece) based on morphological and plastid molecular sequence data. *Willdenowia*, 45(2): 161–172. <https://doi.org/10.3372/wi.45.45201>
- Visyulina O.D. 1955. *Tamaricaceae*. In: *Flora URSS*. Vol. 7. Eds M.V. Klovov, O.D. Visyulina, Kyiv: Vydavnytstvo AN URSS, pp. 322–326. [Вісюліна О.Д. 1955. *Tamaricaceae*. В кн.: *Флора УРСР*. Т. 7. Ред. М.В. Клоков, О.Д. Вісюліна. Київ: Видавництво АН УРСР, с. 322–326].
- Zernov A.S. 2006. *Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 664 pp. [Зернов А.С. 2006. *Флора Северо-Западного Кавказа*. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 664 с.].
- Zozulin G.M. 1984. *Tamaricaceae*. In: *Flora Nizhnego Dona (opredelitel)*. Eds G.M. Zozulin, V.V. Fedyaeva. Rostov-na-Donu: Izdatelstvo Rostovskogo universiteta, pp. 141–142. [Зозулин Г.М. 1984. *Tamaricaceae*. В кн.: *Флора Нижнего Дона (определитель)*. Отв. ред. Г.М. Зозулин, В.В. Федяева. Ростов-на-Дону: Издательство Ростовского университета, с. 141–142].

***Tamarix laxa* (*Tamaricaceae*), a new species in the flora of Ukraine**

O.I. BRONSKOV, O.M. BRONSKOVA

Meotyda National Nature Park,

Mariupol District, Donetsk Region, Ukraine

Abstract. *Tamarix laxa*, a new species for the flora of Ukraine, is first reported for the Bilosaraiska Spit on the northern coast of the Sea of Azov in the Meotyda National Nature Park, Donetsk Region, Ukraine. Its main range extends from the eastern coast of the Sea of Azov to China. Thus, the new location is the extreme northwestern point of the species' natural distribution range. The presence of representatives of the genus *Tamarix* at the Bilosaraiska Spit has been known for more than 100 years, but *T. laxa* probably appeared here only in the early 1990s. In ecological and phytosociological terms, the species is confined mainly to the shores of shallow brackish and periodically drying water bodies (bakai) and occupies the same ecological niche as *T. gracilis*; the latter has long been known in the Bilosaraiska Spit and is listed in the *Red Data Book of Ukraine*. Representatives of the genus *Tamarix* are reliably identified only during the flowering period, so the growth of related species together makes it difficult to identify them during other periods. The diagnostic characters used for identification of the species of the genus growing in the Bilosaraiska Spit are discussed. It is suggested that the range of *T. laxa* has been gradually expanding westward during recent decades.

Keywords: Bilosaraiska Spit, coast of the Sea of Azov, new record, range extension, Ukraine, *Tamarix gracilis*, *Tamarix laxa*



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.242>

RESEARCH ARTICLE

Ендогенні цитокініни у рослин *Secale cereale* (Poaceae) за дії ґрунтової посухи

Ніна П. ВЕДЕНИЧОВА * , Микола М. ЩЕРБАТЮК , Ірина В. КОСАКІВСЬКА 

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

* Автор для листування: vedenicheva@ukr.net

Реферат. Внаслідок глобальних змін клімату та антропогенного навантаження ґрунтові посухи стали однією з головних загроз, які гальмують ріст і розвиток рослин, призводять до втрат врожаїв. Формування механізму стресостійкості відбувається за участі фітогормонів, серед яких у культурних злаків найменш дослідженими є цитокініни. В роботі було вивчено вплив ґрунтової посухи на ріст рослин та гомеостаз ендогенних цитокінінів в надземній частині та коренях *Secale cereale* (жита посівного) на початкових етапах вегетації. Встановлено зв'язок між характером ростових процесів і балансом цих фітогормонів. Рослини вирощували в піщаній культурі у фітокамері. Посуху створювали шляхом припинення поливу 9-добових рослин впродовж наступних восьми діб. За досягнення критичного рівня в'янення у стресованих і контрольних 17-добових рослин фіксували надземну частину та корені. Вміст ендогенних цитокінінів аналізували методом ВЕРХ-МС. Встановлено, що гальмування росту надземної частини і видовження коренів у стресованих рослин відбувалось на тлі зниження вмісту *транс*-зеатинрибозиду, що дозволяє розглядати цей цитокінін як регулятор ростової активності у жита посівного за умов ґрунтової посухи. Зафіксоване нами зростання рівня *транс*-зеатину та ізопентеніладеніну в надземній частині і коренях стресованих рослин жита вказує на участь цих гормонів у формуванні "захисного антистресового блоку". Отримані результати свідчать про поліфункціональну активність цитокінінів та їхню участь у регуляції різних складових відповіді на водний дефіцит, що доповнює знання про роль цитокінінів у формування стресостійкості злаків.

Ключові слова: адаптація, ґрунтова посуха, ріст, стрес, цитокініни, *Secale cereale*

Вступ

Посуха є одним з найбільш небезпечних факторів зовнішнього середовища, який лімітує продуктивність агрокультур. Нестача води негативно впливає на фотосинтез, поглинання

поживних речовин, клітинний метаболізм та інші життєві функції рослин. У свою чергу, рослини реагують на посуху та адаптуються, щоб пом'якшити її негативні наслідки і зберегти життєздатність (Osakabe et al., 2014). У регуляції пристосування рослин до водного дефіциту

ARTICLE HISTORY. Submitted 21 October 2023. Revised 30 May 2024. Published 29 June 2024

CITATION. Vedenicheva N.P., Shcherbatiuk M.M., Kosakivska I.V. 2024. Endogenous cytokinins in plants of *Secale cereale* (Poaceae) under the effects of soil drought. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(3): 242–250. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.03.242>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2024

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2024

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

задіяні фітогормони, зокрема цитокініни (Sharma et al., 2022), які контролюють активність більшості АБК-залежних генів, пов'язаних із посухостійкістю (Sharma et al., 2023). Нестача вологи спричинює зниження вмісту цитокінінів внаслідок репресування генів їхнього біосинтезу і сигналіну та активації генів цитокінінооксидази (Cortleven et al., 2019; Du et al., 2023), в результаті чого зростає чутливість рослин до АБК і гальмується ріст пагонів (Tran et al., 2007). Генетичні маніпуляції з цими генами, а також обробка рослин екзогенними цитокінінами призводять до підвищення стресостійкості загалом, і до зростання посухостійкості зокрема (Chhaya et al., 2021). Механізм такого зростання пов'язаний з флуктуаціями рівнів ендогенних цитокінінів, він має багатовекторну природу та здійснюється через тісний взаємозв'язок з іншими фітогормонами (Hai et al., 2020). Так, штучне зниження вмісту цитокінінів у рослин ячменю позитивно впливало на кількість і довжину латеральних коренів, а також загальну біомасу коренів, що сприяло покращенню мінерального живлення пагону та збільшувало його стійкість до нестачі води (Ramireddy et al., 2018). Вміст хлорофілу та швидкість фотосинтезу за умов водного дефіциту зростали у трансгенних рослин бавовни (Kurru et al., 2013) і мітлиці повзучої (Xu et al., 2017) з підвищеною концентрацією цитокінінів. Низький рівень цитокінінів у мутантів томатів позитивно позначався на водному статусі рослин за рахунок зниження щільності та провідності продихів, і, відповідно, транспірації (Farber et al., 2016). Цитокініни також здатні затримувати індуковане посухою старіння листків через активацію системи антиоксидантного захисту (Hönig et al., 2018). Загалом, генетичні модифікації, пов'язані з метаболізмом і сигналінгом цитокінінів, активно використовуються в селекції агрокультур з метою оптимізації посухостійкості та врожайності. Однак, застосування екзогенних гормонів або мутантів з їхнім дефіцитом чи гіперсинтезом може призвести до отримання хибних результатів, адже зміни вмісту одного гормону спричинюють перетворення у метаболізмі інших. Це, в свою чергу, діє на рівень і функціонування вихідного фітогормону, а також запускає серію подій, не характерних *in planta*. Тому дослідження нетрансформованих рослин не втрачають актуальності, оскільки тільки вони дозволяють скласти уявлення щодо

ролі цитокінінів у формуванні адаптації та стійкості рослин до посухи.

Однією з важливих сільськогосподарських культур є жито, зернівки якого багаті на цінні поживні речовини, зокрема білки, жири, амінокислоти, клітковину, вітаміни та мінеральні компоненти (Wrigley, Bushuk, 2017). Рослини жита невибагливі до умов вирощування, вони відрізняються високою стресостійкістю порівняно з іншими злаками. Тому цю культуру часто вирощують на піщаних ґрунтах у регіонах з помірно посушливим кліматом. Однак ґрунтова посуха спричинює значні втрати врожаю жита і може спровокувати загибель молодих рослин (Hübner et al., 2013). За умов водного дефіциту у рослин жита значно знижувався вміст розчинних цукрів і компонентів антиоксидантної системи (Czyżczyło-Mysza, Myśków, 2017), зменшувався індекс листової поверхні й скорочувався період вегетації (Kottmann et al., 2016). Гормональна регуляція пристосування цих рослин до умов водного дефіциту досліджена вкрай недостатньо. Показано, що у рослин тритикале посуха індукує специфічні зміни гормонального балансу, за які відповідають компоненти геному, привнесені від жита (Hura et al., 2017). Раніше нами було показано, що за дії температурних стресів відбувається швидка перебудова цитокінінового статусу рослин жита, яка створює підґрунтя для адаптації та виживання (Vedenicheva et al., 2022a, 2022b).

Метою нашої роботи було виявлення закономірностей динаміки цитокінінів у надземній частині та коренях молодих рослин озимого жита за умов ґрунтової посухи.

Матеріали та методи

Рослинний матеріал, дизайн досліду. Досліди проводили з рослинами озимого жита — *Secale cereale* L. 'Богуславка'. Сорт середньостиглий, зимо- та холодостійкий. Відкалібровані зернівки стерилізували у 80%-му розчині етанолу, відмивали дистильованою водою та пророщували на вологому фільтрувальному папері у чашках Петрі за умов вегетаційної лабораторії при температурі +16 °C, штучному освітленні 190 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (фотоперіод 16/8 год, день/ніч) та вологості повітря 60%. Після прокльовування зернівки висаджували у пластикові ємності, заповнені 1,5 л прожареного річкового піску, і вирощували за таких самих умов. Полив здійснювали щоденно



Рис. 1. 17-добові рослини *Secale cereale* в умовах піщаної культури: ліворуч — контроль, праворуч — після 8 дів ґрунтової посухи

Fig. 1. 17-day-old plants of *Secale cereale* growing in sand culture: left — control, right — after 8 days of soil drought

50 мл розчину Кнопа на одну ємність. Через 9 дів дослідні рослини жита припиняли поливати, а контрольні — продовжували. Ознаки в'янення у дослідних рослин з'являлися на 7-му добу, на 8-му добу вологість піщаного субстрату становила не більше 5%, в'янення сягало критичного рівня (рис. 1), після чого рослини починали гинути. Фіксацію надземної частини і коренів здійснювали на 17-ту добу експерименту заморожуванням у морозильній камері при -20°C .

Виділення й аналітичне визначення цитокінінів. Цитокініни з гомогенізованого матеріалу екстрагували 80%-вим розчином метанолу. Очищення екстрактів здійснювали поетапним центрифугуванням, фракціонуванням з бутанолом, іонообмінною та тонкошаровою хроматографією. Деталі цих процедур описано раніше (Vedenicheva et al., 2022a). Ідентифікацію та кількісний аналіз ендогенних цитокінінів проводили методом ВЕРХ-МС на приладі Agilent 1200 (Santa Clara, CA, USA) з колонкою Agilent Zorbax Eclipse XDB-C18. Елюцію проводили за допомогою ступінчастої градієнтної системи розчинників метанол : деіонізована вода : оцтова кислота за схемою: 0 хв — $\text{CH}_3\text{OH}/0,5\%$ -вий розчин CH_3COOH (37/63) $\rightarrow$ 25 хв:

$\text{CH}_3\text{OH}/0,5\%$ -вий розчин CH_3COOH (70/30) $\rightarrow$ 35 хв: $\text{CH}_3\text{OH}/0,5\%$ -вий розчин CH_3COOH (100/0). Елюент пропускали через УФ-діодно-матричний детектор і мас-спектрометр (Agilent 6120 Quadrupole LC/MS) в комбінованому режимі (електроспрей і хімічна іонізація за атмосферного тиску). Результати аналізували та обробляли, використовуючи програмне забезпечення Agilent ChemStation, версія B.03.01 online. У якості маркерів були стандартні розчини *транс*-зеатину, *транс*-зеатинрибозиду, ізопентеніладенозину, ізопентеніладеніну і *транс*-зеатин-О-глюкозиду (Sigma-Aldrich, USA).

Статистична обробка результатів. Досліди проводили в трьох біологічних і п'яти аналітичних повторях. Результати опрацьовували статистично з використанням програми Statistix 10.0 (Analytical Software, Tallahassee, FL, USA). Прийнятий рівень значущості був встановлений як $P \leq 0,05$.

Результати та обговорення

Припинення поливу спричинювало поступове висушування субстрату для вирощування рослин. Розміри надземної частини контрольних рослин, які вирощували в умовах постійного поливу, за 8 дів експерименту збільшилися на 58%, а коренів — на 42%. Водночас надземна частина рослин, які піддавали впливу водного дефіциту, виросла лише на 39%, а видовження коренів перевищувало 78% (рис. 2). Співвідношення довжини корінь/пагін у контрольних 17-добових рослин становило 0,25, тоді як у дослідних — 0,36.

Отже, ґрунтова посуха негативно вплинула на ріст пагону рослин жита й одночасно стимулювала ріст кореневої системи. Зростання співвідношення розмірів коренів до пагонів є типовою неспецифічною реакцією рослин на посуху, яка відбувається внаслідок каскаду фізіологічних і біохімічних змін (гальмування розтягнення клітин, закривання продохів і припинення транспірації, інгібування фотосинтезу, порушення цілісності мембран, утворення активних форм кисню, накопичення проліну тощо) (Seleiman et al., 2021). Корені першими розпізнають нестачу води, яка спричинює їхнє видовження та загальну експансію, а також диспропорцію розмірів усієї рослини (Karoo et al., 2020). Реакцію кореневої системи на нестачу води, її роль,

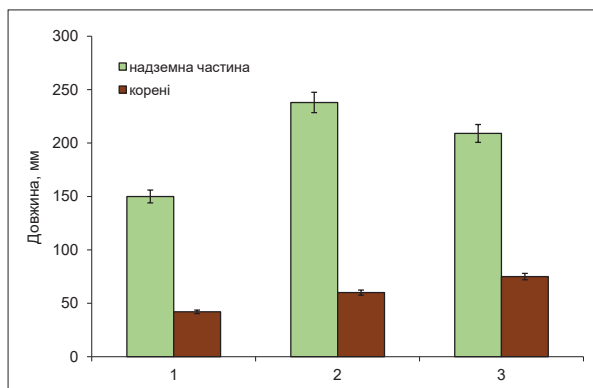


Рис. 2. Зміни лінійних параметрів рослин *Secale cereale* за умов експерименту: 1 — контрольні 9-добові рослини; 2 — контрольні 17-добові рослини; 3 — дослідні 17-добові рослини (на 8-му добу після припинення поливу)

Fig. 2. Changes in the linear parameters of *Secale cereale* plants under experimental conditions: 1 — control 9-day-old plants; 2 — control 17-day-old plants; 3 — experimental 17-day-old plants (on the 8th day after watering cessation)

особливості у подоланні посухи, значення для виживання та продуктивності рослин детально описано для рослин рису (Gowda et al., 2011), в яких здатність коренів до видовження і нарощування біомаси корелювала зі ступенем посухостійкості (Chu et al., 2014). Судячи з отриманих нами морфометричних характеристик, рослини жита сорту 'Богуславка' володіють значним потенціалом стійкості до дефіциту вологи.

Молоді рослини жита на 9-ту добу після проростання містили достатньо високі рівні цитокінінів. У коренях вміст усіх досліджених форм цитокінінів був помітно вищим, ніж у надземній частині, зокрема, концентрація *транс*-зеатинрибозиду була більше учетверо (рис. 3). Такий розподіл цитокінінів є типовим для вищих насінневих рослин, у яких корені слугують одним із сайтів біосинтезу цих гормонів, звідки вони транспортуються по ксилемі переважно у формі зеатинрибозиду в пагін і, перетворюючись у зеатин, регулюють його ріст залежно від азотного живлення (Sakakibara, 2021). Значні кількості ізопентеніладеніну в 9-добових рослинах жита вказують на інтенсивний біосинтез цитокінінів *de novo*, оскільки цей цитокінін є первинним продуктом цього процесу, а надлишок гормонів, вірогідно, "депонується" у вигляді *транс*-зеатин-О-глюкозиду, неактивної форми, вміст якої в цей період був надзвичайно високим (рис. 3). Як відомо, О-глюкозиди слугують мобільним резервом цитокінінів через їхню здатність легко розщеплюватися з утворенням активних форм гормону (Frébort et al., 2011).

На 17-добу розвитку контрольних рослин жита рівень усіх форм цитокінінів суттєво знижувався. Так, кількість *транс*-зеатину в пагонах зменшилася у п'ятеро, а в коренях — удвічі. Вміст *транс*-зеатинрибозиду в пагонах знизився втричі, а в коренях — у 2,5 раза (рис. 3). Спостерігалось також падіння рівнів ізопентенільних

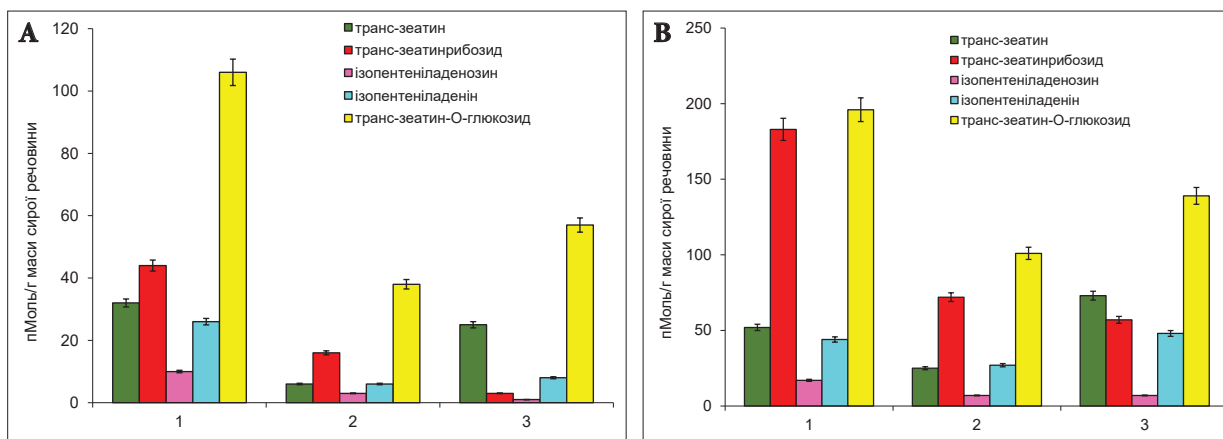


Рис. 3. Вміст цитокінінів у рослин *Secale cereale* за умов експерименту. А: у надземній частині; В: у коренях. 1 — контрольні 9-добові рослини; 2 — контрольні 17-добові рослини; 3 — дослідні 17-добові рослини (на 8-му добу після припинення поливу)

Fig. 3. Cytokinin content in *Secale cereale* under experimental conditions. A: shoots; B: roots. 1 — control 9-day-old plants; 2 — control 17-day-old plants; 3 — experimental 17-day-old plants (on the 8th day after watering cessation)

форм і *транс*-зеатин-О-глюкозиду як в надземній частині, так і в коренях, що свідчить про скорочення біосинтезу цитокинінів у рослині в цілому. Цитокиніни виконують першорядну роль у регуляції ростових процесів рослин на ранніх стадіях розвитку, в період максимальної активності ростових меристем. Акумуляція цих гормонів індукуює експресію генів *WUS*, одного з ключових транскрипційних факторів, що детермінує функціонування апікальних меристем (Lee et al., 2019). У міру "дорослішання" рослин змінюється співвідношення фітогормонів. Метаболізм цитокинінів спрямовується на зниження їхньої активності та сигналіngu шляхом пригнічення генів, що кодують ферменти біосинтезу (ізопентенілтрансферази, *IPT*), та активації генів ферментів руйнування (цитокиніноксидази/дегідрогенази, *CKX*) та інактивації (глюкозилтрансферази) (Chen et al., 2021).

Важливу роль в регуляції накопичення цитокинінів відіграють зовнішні фактори (Prasad, 2022). Нами встановлено, що у надземній частині рослин жита посуха індукувала чотирикратне зростання вмісту *транс*-зеатину, а також менш помітне збільшення рівнів ізопентеніладеніну й *транс*-зеатин-О-глюкозиду (біля 30%). Водночас, рівні рибозильованих форм цитокинінів — *транс*-зеатинрибозиду й ізопентеніладенозину — суттєво зменшувалися (рис. 3А). У коренях була зафіксована подібна динаміка цитокинінів, хоча кількісні флуктуації були виражені меншою мірою. Так, концентрація *транс*-зеатину зростала втричі, а рівень *транс*-зеатинрибозиду падав лише на 20% (рис. 3В).

Участь цитокинінів у регуляції відповіді рослин на нестачу води була встановлена раніше в багатьох дослідженнях. Відмічено загальну тенденцію до зниження рівня цих гормонів у стресованих рослин (Cortleven et al., 2019). Так, вміст *транс*- і *цис*-зеатинрибозиду, їхніх нуклеотидів, а також глюкозидів зеатину знижувався в базальній частині рослин рису за умов помірної та сильної посухи (Todaka et al., 2017). При вирощуванні рослин арабідопсису на торф'янистому субстраті 13-добова посуха спричинювала гальмування росту і зниження вмісту активних форм цитокинінів (головним чином *транс*-зеатину) та їхніх рибозидів, водночас рівень *цис*-зеатину і *N*-глюкозидів зростав (Prerostova et al., 2018). У листках сої на початку репродуктивного розвитку штучна посуха (6 діб припинення

поливу, вологість субстрату 5%) викликала зменшення вмісту *транс*-зеатину і дигідрозеатину, хоча сумарний вміст зеатин-подібних гормонів залишався незмінним. При цьому гальмувалася активність генів *GmIPT* та подавлялася активність генів *GmCKX* (Le et al., 2012).

Наші експерименти також показали, що посуха диференційовано впливає на вміст окремих форм цитокинінів. Зниження концентрації було встановлено для *транс*-зеатинрибозиду й ізопентеніладеніну в пагонах і для *транс*-зеатинрибозиду в коренях. Інші досліджені гормони демонстрували зростання вмісту. В попередніх наших дослідженнях з рослинами жита сорту 'Богуславка' динаміка *транс*-зеатинрибозиду за умов холодного стресу так само суттєво відрізнялась від флуктуацій інших форм гормону (Vedenicheva et al., 2023). Це дозволило нам припустити, що метаболізм саме цього цитокиніну має відношення до регуляції стресостійкості жита. Подібні припущення висловлювалися і в роботах, виконаних на інших рослинах. Зокрема, у посухостійкого сорту рису при вирощуванні в умовах польового досліду на супіщаних ґрунтах за дії водного дефіциту в період наповнення зерна визначали кращу розвиненість кореневої системи та вищу активність ферментів, що перетворюють цукри на крохмаль, а також вищий рівень зеатину+зеатинрибозиду в листках і коренях, ніж у рослин нестійкого сорту (Chu et al., 2014). За умов водного дефіциту впродовж 5 діб, стимульованого додаванням поліетиленгліколю в аеропоніку, спостерігали зниження вмісту зеатину+зеатинрибозиду в коренях проростків озимої пшениці, хоча у посухостійкого сорту воно було не таким помітним, як у нестійкого (Han et al., 2015). Слід зауважити, що в двох вищезгаданих дослідженнях для визначення вмісту ендогенних цитокинінів автори використовували метод імуноферментного аналізу, який не дає можливості розділити зеатин і зеатинрибозид, а тому трактування ролі *транс*-зеатинрибозиду в цих дослідах є неоднозначним. Функціональне значення цього цитокиніну на сьогодні дебатується. Він може слугувати транспортною формою для передачі довгодистанційних сигналів і не бути активним гормоном, оскільки ступінь його зв'язування з рецепторами невисокий. Проте значна кількість повідомлень і наші результати, вказують на його важливість для регуляції різноманітних фізіологічних процесів, в тому числі відповіді на стреси,

можливо, через швидку трансформацію в активну форму (зеатин) (Jameson, 2023).

Слід зазначити, що раніше, вивчаючи вплив критичних температур на динаміку цитокінінів рослин жита сорту 'Богуславка', ми з'ясували, що вміст гормонів змінюється протилежним чином в надземній частині та коренях як на початку стресу (стадія тривоги), так і при пролонгованому впливі негативних чинників (стадія аклімації) (Vedenicheva et al., 2022a, 2022b). Закономірності розподілу цитокінінів за впливу дефіциту вологи суттєво відрізняються від тих, що виявлені при температурних стресах. Так, динаміка цитокінінів у пагонах і коренях була подібною, різниця стосувалася лише кількісних показників. Безумовно, головною причиною цього є різні умови експериментів. На відміну від температурних впливів, які мають швидкий характер, і дозволяють фіксувати реакцію рослин поодиноким, дефіцит вологи розвивався поступово. Вирощування рослин жита у піщаній культурі дозволяло довести вологість ґрунту до мінімальних значень за відносно короткий період (8 діб), проте визначити стадії формування реакції на стрес при цьому складно. За температурних стресів вміст цитокінінів змінювався таким чином, щоб на стадії тривоги підтримувати ростову активність, а на стадії аклімації — гальмувати її. Отримані нами дані свідчать, що за умов поступового зростання водного дефіциту функції цитокінінів не обмежуються лише регулюванням ростової активності рослин. Відомо, що цитокініни є негативним регулятором росту й розвитку кореневої системи (Jing, Strader, 2019). Видовження коренів за умов посухи, яке ми спостерігали у рослин жита, відбувалося на фоні збільшення вмісту активних форм цитокінінів — *транс*-зеатину й ізопентеніладеніну (рис. 3В). Подібні результати отримано раніше в дослідях з рослинами *Agrostis stolonifera* L., у яких видовження коренів під час тривалої посухи (21 доба) при вирощуванні на глинистому субстраті супроводжувалося зростанням вмісту окремих форм цитокінінів (*транс*-зеатинрибозиду й ізопентеніладеніну) (Xu et al., 2016). Крім того, рослини ячменю з переэкспресією гену *CKX* і відповідно зниженим рівнем цитокінінів мали видовжену кореневу систему, були менш чутливими до посухи й не припиняли ріст пагону за умов стресу (Ramireddy et al., 2018). Стрес-індукований синтез цитокінінів у трансгенних

рослин рису підвищував посухостійкість завдяки цитокінін-залежній координації метаболізму азоту і вуглецю (Reguera et al., 2013).

Отже, можна припустити, що зростання рівнів цитокінінів у коренях жита при нестачі вологи є захисною реакцією на даний вид стресу. Процеси, які контролюються цитокінінами при цьому, ще належить з'ясувати у майбутньому. Не виключено, що зниження вмісту *транс*-зеатинрибозиду в коренях сприяє активації їхнього росту, але це припущення потребує додаткових доказів.

Гальмування росту надземної частини рослин жита при водному дефіциті спостерігалося при підвищеному рівні *транс*-зеатину й ізопентеніладеніну (рис. 3А). Схожу закономірність було виявлено у рослин перцю, де зростання вмісту цитокінінів (*транс*-зеатину, *транс*-зеатинрибозиду й ізопентеніладеніну) відбувалося в листках впродовж 48 год сильного осмотичного стресу (Padilla et al., 2023). Дослідження зародків ріпаку двох генотипів з різною посухостійкістю та різними стратегіями подолання негативних наслідків посухи показало, що більш стійкий генотип, який демонстрував значне накопичення біомаси та білків енергетичного метаболізму і редокс-гомеостазу, акумулював активні форми цитокінінів за умов нестачі вологи (Urban et al., 2021). Підвищений вміст цитокінінів у таких рослин як мітлиця повзуча, тютюн, арахіс, бавовна з переэкспресією гену *IPT* збільшував посухостійкість завдяки зростанню активності антиоксидантних ферментів, покращенню фотосинтезу і накопиченню метаболітів (див. огляд Liu et al., 2020). Фоліарна обробка рослин кукурудзи (Islam et al., 2022) або праймування насіння цитокінінами (Alharby et al., 2020), які підвищують рівень ендогенних цитокінінів, значно поліпшували ріст, водний статус і врожайність за умов дегідратації. Такий позитивний вплив цитокінінів вочевидь пов'язаний не з регуляцією ростових процесів у рослин, а з активацією захисних механізмів. Відомо, що цитокініни здатні затримувати старіння листків, спричинене посухою (Hönig et al., 2018). Хоча цитокініни виступають в ролі антагоніста АБК в процесі закриття продихів за умов водного дефіциту, збільшуючи транспірацію, вони водночас підтримують функціонування реактивних центрів фотосистеми II, вміст хлорофілу та цілісність мембран хлоропластів (Hudeček et al., 2023; Müller, Munné-Bosch, 2021).

Отже, отримані нами результати до певної міри відображають поліфункціональність цитокінінів, оскільки дозволяють припустити, що окремі форми гормону задіяні в регуляції різних складових відповіді на водний дефіцит. Зокрема, *транс*-зеатинрибозид, вірогідно, бере участь у гальмуванні росту пагону та стимуляції росту коренів, а інші форми гормону формують захисний антистресовий "блок".

Висновки

Ґрунтова посуха змінювала пропорції розмірів коренів і пагонів рослин озимого жита сорту 'Богуславка'. Зниження вмісту *транс*-зеатинрибозиду, яке супроводжувало гальмування росту надземної частини і стимулювало видовження коренів, відповідає існуючим уявленням щодо позитивної регуляції цитокінінами пагонів і негативної — кореневої системи. Динаміка інших форм цитокінінів вказує на їхню участь у формуванні пристосувальної реакції рослин до зневоднення.

Отримані результати можуть бути корисними при створенні посухостійких сортів жита та при розробці заходів щодо використання регуляторів росту з метою підвищення стресостійкості злаків.

Подяки

Автори висловлюють щирі подяку директору Інституту фізіології рослин та генетики НАН України академіку НАН України В.В. Моргуну та співробітникам Інституту за надання насінневого матеріалу.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Н.П. Веденичова:  <https://orcid.org/0000-0002-0579-0342>

М.М. Щербатюк:  <https://orcid.org/0000-0002-6453-228X>

І.В. Косаківська:  <https://orcid.org/0000-0002-2173-8341>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Alharby H., Alzahrani Y.M., Rady M. 2020. Seeds pretreatment with zeatins or maize grain-derived organic biostimulant improved hormonal contents, polyamine gene expression, and salinity and drought tolerance of wheat. *International Journal of Agriculture and Biology*, 24: 714–724. <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.1491>
- Chen L., Zhao J., Song J., Jameson P.E. 2021. Cytokinin glucosyl transferases, key regulators of cytokinin homeostasis, have potential value for wheat improvement. *Plant Biotechnology Journal*, 19(5): 878–896. <https://doi.org/10.1111/pbi.13595>
- Chhaya Yadav B., Jogawat A., Gnanasekaran P., Kumari P., Lakra N., Lal S.K., Pawar J., Narayan O.P. 2021. An overview of recent advancement in phytohormones-mediated stress management and drought tolerance in crop plants. *Plant Gene*, 25: 100264. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2020.100264>
- Chu G., Chen T., Wang Z., Yang J., Zhang J. 2014. Morphological and physiological traits of roots and their relationships with water productivity in water-saving and drought-resistant rice. *Field Crops Research*, 162: 108–119. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.11.006>
- Cortleven A., Leuendorf J.E., Frank M., Pezzetta D., Bolt S., Schmölling T. 2019. Cytokinin action in response to abiotic and biotic stress in plants. *Plant, Cell and Environment*, 42: 998–1018. <https://doi.org/10.1111/pce.13494>
- Czyczyło-Mysza I., Myśków B. 2017. Analysis of the impact of drought on selected morphological, biochemical and physiological traits of rye inbred lines. *Acta Physiologiae Plantarum*, 39: 87. <https://doi.org/10.1007/s11738-017-2385-x>
- Du Y., Zhang Z., Gu Y., Li W., Wang W., Yuan X., Zhang Y., Yuan M., Du J., Zhao Q. 2023. Genome-wide identification of the soybean cytokinin oxidase/dehydrogenase gene family and its diverse roles in response to multiple abiotic stress. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1163219. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1163219>
- Farber M., Attia Z., Weiss D. 2016. Cytokinin activity increases stomatal density and transpiration rate in tomato. *Journal of Experimental Botany*, 67(22): 6351–6362. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw398>
- Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. 2011. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *Journal of Experimental Botany*, 62: 2431–2452. <https://doi.org/10.1093/jxb/err004>
- Gowda V.R.P., Henry A., Yamauchi A., Shashidhar H.E., Serraj R. 2011. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice. *Field Crops Research*, 122(1): 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.03.001>
- Hai N.N., Chuong N.N., Tu N.H.C., Kisiala A., Hoang X.L.T., Thao N.P. 2020. Role and Regulation of Cytokinins in Plant Response to Drought Stress. *Plants (Basel)*, 9(4): 422. <https://doi.org/10.3390/plants9040422>
- Han H., Tian Z., Fan Y., Cai J., Jiang D., Cao W., Dai T. 2015. Water-deficit treatment followed by re-watering stimulates seminal root growth associated with hormone balance and photosynthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Plant Growth Regulation*, 77: 201–210. <https://doi.org/10.1007/s10725-015-0053-y>

- Hönig M., Plíhalová L., Husičková A., Nisler J., Doležal K. 2018. Role of cytokinins in senescence, antioxidant defence and photosynthesis. *International Journal of Molecular Sciences*, 19: 4045. <https://doi.org/10.3390/ijms19124045>
- Hübner M., Wilde P., Schmiedchen B., Dopierala P., Gowda M., Reif J.C., Miedaner T. 2013. Hybrid rye performance under natural drought stress in Europe. *Theoretical and Applied Genetics*, 126(2): 475–82. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1994-4>
- Hudeček M., Nožková V., Plíhalová L., Plíhal O. 2023. Plant hormone cytokinin at the crossroads of stress priming and control of photosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, 13: 1103088. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1103088>
- Hura T., Dziurka M., Hura K., Ostrowska A., Dziurka K., Gadinowska J. 2017. Wheat and rye genome confer specific phytohormone profile features and interplay under water stress in two phenotypes of triticale. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118: 494–509. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.07.016>
- Islam M.R., Islam M.S., Akter N., Mohi-Ud-Din M., Mostofa M. G. 2022. Foliar application of cytokinin modulates gas exchange features, water relation and biochemical responses to improve growth performance of maize under drought stress. *Phyton*, 91: 633–649. <https://doi.org/10.32604/phyton.2022.018074>
- Jameson P.E. 2023. Zeatin: The 60th anniversary of its identification. *Plant Physiology*, 192(1): 34–55. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad094>
- Jing H., Strader L.C. 2019. Interplay of auxin and cytokinin in lateral root development. *International Journal of Molecular Sciences*, 20: 486. <https://doi.org/10.3390/ijms20030486>
- Kapoor D., Bhardwaj S., Landi M., Sharma A., Ramakrishnan M., Sharma A. 2020. The Impact of Drought in Plant Metabolism: How to Exploit Tolerance Mechanisms to Increase Crop Production. *Applied Sciences*, 10(16): 5692. <https://doi.org/10.3390/app10165692>
- Kottmann L., Wilde P., Schittenhelm S. 2016. How do timing, duration, and intensity of drought stress affect the agronomic performance of winter rye? *European Journal of Agronomy*, 75: 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.12.010>
- Kuppu S., Mishra N., Hu R., Sun L., Zhu X., Shen G., Zhang H. 2013. Water-deficit inducible expression of a cytokinin biosynthetic gene *IPT* improves drought tolerance in cotton. *PLoS ONE*, 8(5): e64190. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0064190>
- Le D.T., Nishiyama R., Watanabe Y., Vankova R., Tanaka M., Seki M., Ham L.H., Yamaguchi-Shinozaki K., Shinozaki K., Tran L.-S. P. 2012. Identification and Expression Analysis of Cytokinin Metabolic Genes in Soybean under Normal and Drought Conditions in Relation to Cytokinin Levels. *PLoS ONE*, 7(8): e42411. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042411>
- Lee Z.H., Hirakawa T., Yamaguchi N., Ito T. 2019. The Roles of Plant Hormones and Their Interactions with Regulatory Genes in Determining Meristem Activity. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(16): 4065. <https://doi.org/10.3390/ijms20164065>
- Liu Y., Zhang M., Meng Z., Wang B., Chen M. 2020. Research Progress on the Roles of Cytokinin in Plant Response to Stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 21(18): 6574. <https://doi.org/10.3390/ijms21186574>
- Müller M., Munné-Bosch S. 2021. Hormonal impact on photosynthesis and photoprotection in plants. *Plant Physiology*, 185(4): 1500–1522. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiab119>
- Osakabe Y., Osakabe K., Shinozaki K., Tran L.-S.P. 2014. Responses of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 5: 86.
- Padilla Y.G., Gisbert-Mullor R., López-Galarza S., Albacete A., Martínez-Melgarejo P.A., Calatayud Á. 2023. Short-term water stress responses of grafted pepper plants are associated with changes in the hormonal balance. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1170021. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1170021>
- Prasad R. 2022. Cytokinin and Its Key Role to Enrich the Plant Nutrients and Growth Under Adverse Conditions — An Update. *Frontiers in Genetics*, 13: 883924. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.883924>
- Prerostova S., Dobrev P.I., Gaudinova A., Knirsch V., Körber N., Pieruschka R., Fiorani F., Brzobohatý B., Cerný M., Spichal L., Humplik J., Vanek T., Schurr U., Vankova R. 2018. Cytokinins: their impact on molecular and growth responses to drought stress and recovery in Arabidopsis. *Frontiers in Plant Sciences*, 9: 655. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00655>
- Ramireddy E., Hosseini S.A., Eggert K., Gilland S., Gnad H., von Wirén N., Schmölling T. 2018. Root engineering in barley: Increasing cytokinin degradation produces a larger root system, mineral enrichment in the shoot and improved drought tolerance. *Plant Physiology*, 177: 1078–1095. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00199>
- Reguera M., Peleg Z., Abdel-Tawab Y.M., Tumimbang E.B., Delatorre C.A., Blumwald E. 2013. Stress-induced cytokinin synthesis increases drought tolerance through the coordinated regulation of carbon and nitrogen assimilation in rice. *Plant Physiology*, 163: 1609–1622.
- Sakakibara H. 2021. Cytokinin biosynthesis and transport for systemic nitrogen signaling. *Plant Journal*, 105: 421–430. <https://doi.org/10.1111/tpj.15011>
- Seleiman M.F., Al-Suhaibani N., Ali N., Akmal M., Alotaibi M., Refay Y., Dindaroglu T., Abdul-Wajid H.H., Battaglia M.L. 2012. Drought Stress Impacts on Plants and Different Approaches to Alleviate Its Adverse Effects. *Plants (Basel)*, 10(2): 259. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>
- Sharma A., Prakash S., Chattopadhyay D. 2022. Killing two birds with a single stone-genetic manipulation of cytokinin oxidase/dehydrogenase (*CKX*) genes for enhancing crop productivity and amelioration of drought stress response. *Frontiers in Genetics*, 13: 941595. <https://doi.org/10.3389/fgene.2022.941595>
- Sharma A., Landi M., Pugliesi C., Zheng B. 2023. Mechanisms of hormonal-mediated stress regulation in plants. *Plant Gene*, 34: 100417. <https://doi.org/10.1016/j.plgene.2023.100417>
- Todaka D., Zhao Y., Yoshida T., Kudo M., Kidokoro S., Mizoi J., Kodaira K.-S., Takebayashi Y., Kojima M., Sakakibara H., Toyooka K., Sato M., Fernie A.R., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. 2017. Temporal and spatial changes in gene

- expression, metabolite accumulation and phytohormone content in rice seedlings grown under drought stress conditions. *Plant Journal*, 90: 61–78. <https://doi.org/10.1111/tpj.13468>
- Tran L.S., Urao T., Qin F., Maruyama K., Kakimoto T., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. 2007. Functional analysis of AHK1/ATHK1 and cytokinin receptor histidine kinases in response to abscisic acid, drought, and salt stress in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(51): 20623–20628. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706547105>
- Urban M.O., Planchon S., Hoštičková I., Vanková R., Dobrev P., Renaut J., Klíma M., Vítámvás P. 2021. The Resistance of Oilseed Rape Microspore-Derived Embryos to Osmotic Stress Is Associated With the Accumulation of Energy Metabolism Proteins, Redox Homeostasis, Higher Abscisic Acid, and Cytokinin Contents. *Frontiers in Plant Science*, 12: 628167. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.628167>
- Vedenicheva N., Futorna O., Shcherbatyuk M., Kosakivska I. 2022a. Effect of seed priming with zeatin on *Secale cereale* L. growth and cytokinins homeostasis under hyperthermia. *Journal of Crop Improvement*, 36(5): 656–674. <https://doi.org/10.1080/15427528.2021.2000909>
- Vedenicheva N., Shcherbatyuk M., Kosakivska I. 2022b. Effect of low-temperature stress on the growth of plants of *Secale cereale* (Poaceae) and endogenous cytokinin content in roots and shoots. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(3):184–192. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.03.184>
- Vedenicheva N.P., Shcherbatyuk M.M., Kosakivska I.V. 2023. Cytokinin localization and dynamics in rye plants under chilling and kernel priming with zeatin. *Plant Physiology and Genetics*, 55(1): 74–89. <https://doi.org/10.15407/frg2023.01.074>
- Wrigley C., Bushuk W. 2017. Rye: Grain-Quality characteristics and management of quality requirements. In: *Woodhead Publishing Series in Food Science, Technology and Nutrition, Cereal Grains*. 2nd ed. Eds C. Wrigley, I. Batey, D. Miskelly. Cambridge: Woodhead Publishing (Elsevier, UK), pp. 153–178. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100719-8.00007-3>
- Xu Y., Huang B. 2017. Transcriptional factors for stress signaling, oxidative protection, and protein modification in *ipt*-transgenic creeping bentgrass exposed to drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 144: 49–60. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.10.004>
- Xu Y., Burgess P., Zhang X., Huang B. 2016. Enhancing cytokinin synthesis by overexpressing *ipt* alleviated drought inhibition of root growth through activating ROS-scavenging systems in *Agrostis stolonifera*. *Journal of Experimental Botany*, 67(6): 1979–1992. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw019>

Endogenous cytokinins in plants of *Secale cereale* (Poaceae) under the effects of soil drought

N.P. VEDENICHEVA, M.M. SHCHERBATIUK, I.V. KOSAKIVSKA

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

Abstract. Due to ongoing global climate changes and anthropogenic stress, soil drought has emerged as a significant threat, hindering plant growth, development, and resulting in crop losses. While phytohormones play a vital role in the formation of stress resistance mechanisms, cytokinins, in particular, remain poorly understood in cultivated cereals. The objective of our study was to investigate the impact of soil drought on plant growth and the homeostasis of endogenous cytokinins in both the aerial parts and roots of winter rye (*Secale cereale*) during the initial stages of vegetation. We aimed to elucidate the relationship between growth processes and the balance of these phytohormones. The plants were cultivated in a phytochamber using sand culture, and drought stress was induced by withholding water from nine-day-old plants for a period of eight days. The shoots and roots of 17-day-old plants were collected when dehydrated plants reached the critical wilting point. The content of endogenous cytokinins was analyzed using HPLC-MS. Our findings revealed that the inhibition of shoot growth and root elongation in stressed plants coincided with a reduction in the content of *trans*-zeatin riboside. This observation suggests that *trans*-zeatin riboside acts as a growth regulator in winter rye under soil drought conditions. Moreover, we observed an elevation in the levels of *trans*-zeatin and isopentenyladenine in the shoots and roots of stressed rye plants, indicating the involvement of these hormones in the formation of a "protective anti-stress block." These results highlight the multifunctional activity of cytokinins and demonstrate their role in regulating various components of the water deficit response. Consequently, our study expands our understanding of the role of cytokinins in the development of stress resistance in cereals.

Keywords: adaptation, cytokinins, growth, *Secale cereale*, soil drought, stress



Світлій пам'яті Єлизавети Кордюм (03.11.1932 — 27.04.2024)

In memory of Elizabeth Kordyum (03.11.1932 — 27.04.2024)



Весняного теплого дня 27 квітня 2024 року Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України і вітчизняна ботанічна наука зазнали непоправної втрати — на 92-му році завершився земний життєвий шлях легенди космічної біології України, видатного вченого в галузі ембріології, цитології та екології рослин Єлизавети Кордюм — доктора біологічних наук, професора, члена-кореспондента НАН України, Заслуженого діяча науки і техніки України, члена Міжнародної академії астронавтики.

Єлизавета Львівна була справді непересічною особистістю. Її особливо вирізняли професійна одержимість у дослідницькій роботі, а також здатність захопити своїми науковими ідеями і об'єднати у спільній праці фахівців різних напрямів ботанічної науки. Невичерпна енергія і великий талант ученого й організатора, дисциплінованість і вимогливість до себе, широка ерудиція і глобальність мислення стали школою життя і плідної праці для численних учнів і колег, які продовжують і розвивають її наукові ідеї.

Єлизавета Львівна народилася у Києві 3 листопада 1932 р. у родині Олени Віслюїної — учениці академіка О.В. Фоміна, наукового співробітника Інституту ботаніки, та Лева Гордона. На її дитинство випало лихоліття Другої Світової війни, а життя завершилося під вибухами російських ракет в Україні. Вона називала себе "дитиною війни", але про ці часи згадувати не любила. В евакуації родина втратила батька. Єлизавета Львівна писала, що війна "наклала великий відбиток на сприйняття життєвих цінностей, розуміння дружби та обов'язків, ставлення до життєвих негараздів та прикростей". Незабутньою радістю стало повернення до рідного Києва.

У 1950 р. Єлизавета закінчила із золотою медаллю 138-му середню жіночу школу, а в 1955 р. — з відзнакою Київський державний університет ім. Т.Г. Шевченка (нині — Київський національний університет імені Тараса Шевченка). Повоєнні шкільні та студентські роки Єлизавета проводила з мамою, на той час викладачем кафедри вищих рослин Київського університету, на екскурсіях в околицях Києва та літніх практиках студентів у Канівському державному заповіднику (Черкаська область). Пізніше були експедиції на посаді лаборанта на південь України. На все життя, як писала у своїх спогадах Єлизавета Львівна, запам'ятався їй полиновий степ з *Artemisia taurica*, рожеві килими з *Xeranthemum annuum* на схилах Дніпровсько-Бузького лиману та хвилі ковили у заповіднику "Асканія-Нова". З тих далеких часів і через усе життя Єлизавета Львівна пронесла особливу любов до диких рослин, до польових квітів, про що вона постійно згадувала та розповідала. У цьому, очевидно, відбився і вплив її мами Олени Дмитрівни

Віслюїної, яка, без сумніву, була визначною дослідницею флори України, роль якої у таксономічних і флористичних дослідженнях того періоду все ще недостатньо оцінена.

Науковими дослідженнями Єлизавета Львівна розпочала займатися ще на третьому курсі університету. Після завершення навчання працювала молодшим науковим співробітником університетського Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна. У листопаді 1959 р. вона була обрана на посаду молодшого наукового співробітника відділу цитології та ембріології, очолюваного у той час видатним ученим-ембріологом, членом-кореспондентом АН України Я.С. Модилевським, в Інституті ботаніки АН УРСР (нині Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України), в якому і працювала надалі до кінця свого життя. На формування і зростання її як ученого великий вплив мали видатні постаті вітчизняної науки — професор П.Ф. Оксіюк, академік О.В. Топачевський, академік Д.К. Зеров і президент Національної академії наук України академік Б.Є. Патон. З 1976 р. і до останніх днів Є.Л. Кордюм була завідувачем відділу клітинної біології та анатомії, працювала заступником директора з наукової роботи (1998–2003 рр.) та в. о. директора Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (1998–1999 рр.).

У 1960 р. Є.Л. Кордюм захистила кандидатську дисертацію "Сравнительно-эмбриологическое исследование семейства лютиковых", а у 1968 р. — докторську дисертацію "Сравнительная эмбриология и цитология видов зонтичных в связи с их филогенией и эволюцией".

Основні праці Єлизавети Львівни виконані в галузі експериментальної і теоретичної структурно-метаболическої ботаніки. Ученою проведено широкі дослідження морфогенезу квітки у різних статевих форм рослин та ембріональних процесів 145 видів покритонасінних рослин. Уперше запропоновано класифікацію макроспорангіїв покритонасінних видів рослин на основі концепції "туніки та корпусу" організації точки росту вегетативного пагона. Значну увагу вона приділяла таксономічній та філогенетичній оцінці порівняльно-морфологічного та порівняльно-ембріологічного методів у вирішенні питань систематики та філогенії рослин. Крім теоретичних уявлень щодо такої оцінки, Є.Л. Кордюм також опрацьовано окремі таксономічні проблеми у родинях *Ranunculaceae* та *Apiaceae*.

Дослідниця відмітила значне поширення явища природної партенокарпії у певних видів квіткових рослин, описала особливості розвитку партенокарпічних сухих плодів і виявила спільні ознаки з розвитком партенокарпічних соковитих плодів.

Єлизаветою Львівною вперше досліджено біогенез та встановлено рибонуклеопротейдну природу ядерних та цитоплазматичних кілець, які формуються в епідермальних клітинах однорічних пагонів. Погляди щодо становлення та еволюційних перетворень ембріональних структур покритонасінних рослин у світлі загальних закономірностей еволюційного процесу викладені Єлизаветою Львівною у фундаментальній монографії "Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений" (1978 р.). Ця монографія завершила перший майже 20-річний період діяльності Єлизавети Львівни у напрямі порівняльної та цито-еволюційної ембріології рослин. У ній розглядаються основні напрями та рівні еволюції, спеціалізація і редукція та способи здійснення морфогенетичних перетворень. Обговорюється філогенетичне значення ембріональних ознак, ступінь їхньої примітивності або еволюційної просунутості та можливість використання цих ознак для оцінки рівнів розвитку таксонів, а також цитологічні аспекти еволюції гамет. Розглядаються питання та напрями подальших досліджень у галузі еволюційної цито-ембріології. Робота отримала високу оцінку і світове визнання. У 1979 р. вона була удостоєна премії ім. М.Г. Холодного Академії наук УРСР (тепер НАН України). У відгуках та рецензіях відзначалося, що автору вдалося переконливо довести складність і дискусійність питань становлення та еволюційного перетворення внутрішніх структур генеративних органів рослин, а також необхідність подальшої уваги дослідників до поглибленого і різнобічного розроблення еволюційної цито-ембріології рослин на сучасному рівні розвитку біології.

Починаючи з другої половини 1970-х років, Єлизавета Львівна досліджує функціональну організацію бактеріальних і рослинних клітин під впливом факторів космічного польоту, у першу чергу, мікрогравітації у космічних і модельних експериментах. Для обробки матеріалів космічних експериментів на борту біосупутників за спільною радянсько-американською програмою "Союз-Аполлон" вона запропонувала



Перша робоча нарада українських та американських дослідників у Космічному центрі ім. Дж.Ф. Кеннеді (листопад, 1995)

електронно-мікроскопічний метод, що було важливою умовою при проведенні космічних біологічних експериментів. Використання електронної мікроскопії дало можливість наблизитися до оцінки функціонального стану клітинних органел і на основі цього виявити спрямованість клітинного метаболізму. Результати були новими для науки і з часом отримали підтвердження в інших лабораторіях світу. Під керівництвом Єлисавети Львівни та за її участі проведено 48 космічних біологічних експериментів. Пропозиції дослідниці з космічної біології рослин були відібрані для спільного українсько-американського експерименту (СУАЕ), який відбувся за участю космонавта-дослідника Леоніда Каденюка на космічному кораблі Колумбія (STS-87). Особливою заслугою Єлисавети Львівни як наукового керівника СУАЕ від України було створення спільної з американським Національним управлінням з аеронавтики і дослідження космічного простору (National Aeronautics and Space Administration — NASA) наукової програми експерименту, а також забезпечення його підготовки, яка розпочалася у 1995 р. за участю шести інститутів НАН України, п'яти університетів США і Космічного центру імені Дж.Ф. Кеннеді (John F. Kennedy Space Center), а також проведення аналізу та узагальнення результатів виконаних робіт. Є.Л. Кордюм безпосередньо брала участь у підготовці українського космонавта до виконання експериментів з рослинами відповідно до

програми робіт і оволодіння практичними навичками збору пилку та запилювання рослин за умов невагомості. Це забезпечило бездоганне й успішне виконання завдань експерименту.

Єлисаветою Львівною зроблено відкриття гравічутливості рослинних клітин, неспеціалізованих до сприйняття гравітаційного вектора, та встановлено низку загальних закономірностей біологічних ефектів мікрогравітації; зокрема, висунуто гіпотезу гравітаційної декомпенсації, відзначено формування гравірецепторного апарату кореня за відсутності гравітації. Уперше нею було досліджено зміну напрямку гравітропічної реакції кореня у слабкому комбінованому магнітному полі з частотою, резонансною циклотронній частоті біогенних елементів.

Створена Єлисаветою Львівною в Україні наукова школа з космічної та гравітаційної біології визнана у світі та успішно працює і надалі. Подальший розвиток цього напрямку досліджень призвів до формування широкої кооперації фахівців з космічної біології та медицини з 26 установ НАН, АМН та вишів України. Очолюючи секцію "Космічна біологія, біотехнологія та медицина" Ради з космічних досліджень НАН України, Єлисавета Львівна сприяла створенню в країні "Програми з космічної біології та медицини", що підвищило світовий імідж України в цій галузі.

З 1990-х років сферою наукових інтересів дослідниці, у зв'язку з глобальними змінами клімату, стала проблема адаптації видів рослин



Є.Л. Кордюм у лабораторії Ангара L у Космічному центрі ім. Дж.Ф. Кеннеді

природної флори до несприятливих змін екологічних факторів. Єлизавета Львівна висунула гіпотезу про ключову роль фенотипічної пластичності в адаптації рослин до варіабельного навколишнього середовища. За її думкою, розуміння процесів, які лежать в основі пластичності онтогенезу, наближають нас до розкриття механізмів стійкості рослинних організмів та їхнього збереження за умови глобальних змін клімату й антропогенного навантаження. На вивчення клітинних і молекулярних механізмів пластичності, з використанням видів різних екологічних груп і таксономічної приналежності, були спрямовані зусилля Є.Л. Кордюм разом із співробітниками відділу клітинної біології та анатомії протягом останніх 25 років. При цьому постійно розширювався задіяний арсенал методів — цитологічних, біохімічних, молекулярно-біологічних. На основі проведених досліджень пластичності видів різних типів організації рослинності, розвиток яких відбувається в екстремальних умовах, Єлизавета Львівна аргументовано довела перевагу адаптивних процесів над конкурентними. Тим самим дослідниця підтвердила сучасну парадигму адаптації рослинних організмів до впливу умов зовнішнього середовища.

Вивчаючи механізми регуляції процесів життєдіяльності рослин, Єлизавета Львівна приділяла значну увагу змінам у генній експресії та епігенетичних системах їхнього контролю. Учена вважала, що розвиток екологічної епігенетики у найближчі десятиріччя насамперед має відбуватися у напрямі досліджень феноменології фенотипічної пластичності в умовах

екологічних ніш, флуктуацій екологічних факторів і їхніх надмірних впливів, зокрема антропоїчного походження, та епігеному, передусім метилювання ДНК видів рослин, які зростають на межі екологічного ареалу, а також на субстратах, різко диференційованих за факторами середовища, екстремальних для їхнього росту і розвитку — кристалічних відслоненнях, аренах, високогір'ях, болотах та флювіогляціальних водоймах. Такі дослідження сприяють поглибленню знань про молекулярні засади адаптації природних популяцій й фіторізноманіття загалом до змін факторів довкілля.

Порушення природних процесів розвитку екотопів й екосистем через зміни клімату, яке посилюється катастрофічним впливом воєнних дій в Україні, прямо й опосередковано зумовлює деградацію згаданих унікальних природно-історичних комплексів. Є.Л. Кордюм наголошувала, що важливим кроком в інтеграційних процесах екології та геноміки є перехід досліджень на молекулярному рівні від відносно мало організованих модельних систем до складних природних угруповань. Це, на думку Єлизавети Львівни, дозволить виявити молекулярні провідні чинники змін складу угруповань і процесів в екосистемах та істотно переглянути погляди на їхню структуру та еволюцію. Співпраця молекулярних генетиків, екологів та біоінформатиків обіцяє поліпшити розуміння взаємних зв'язків між функцією геному та екологічними процесами, що відбуваються у природних умовах під впливом глобальних змін клімату та посилення антропопресії.

Є.Л. Кордюм є автором понад 600 наукових праць, у тому числі 11 монографій зі структурно-метаболическої ботаніки, цитоембріології та гравітаційної біології. Вона запропонувала першу класифікацію макроспорангіїв покритонасінних рослин з використанням, як уже зазначалося, концепції "туніки та корпусу" організації точки росту вегетативного пагона, розробила класифікацію статевих типів квітки, встановила закономірності їхнього формування.

Багато сил і енергії Єлизавета Львівна віддавала вихованню наукових кадрів, їхній відповідності сучасному рівню світової науки. Нею підготовлено 22 кандидати і доктори наук. Її учні працюють у наукових і освітніх закладах, а також очолюють наукові підрозділи.

Є.Л. Кордюм виконувала обов'язки голови секції структурної ботаніки Українського

ботанічного товариства, була віце-президентом Українського товариства клітинної біології, членом редколегій фахових українських видань, серед яких "Український ботанічний журнал", "Цитологія і генетика" і "Космічна наука і технологія". Брала активну участь в організації наукових конференцій та семінарів, була головою комісії по роботі з науковою молоддю та куратором Ради молодих учених Інституту ботаніки. Єлизавета Львівна очолювала секцію "Космічна біологія, біотехнологія та медицина" Ради космічних досліджень НАН України, була керівником програми з космічної біології та медицини Національної космічної програми України. Вона була членом Міжнародного комітету з космічних досліджень (Committee on Space Research — COSPAR), Міжнародного товариства з гравітаційної фізіології, Європейської асоціації з низької гравітації, Американського товариства з гравітаційної і космічної біології, Американського товариства з клітинної біології, Японського товариства фізіології рослин, Дослідницької ради Американського біографічного інституту, Міжнародної асоціації зі статевого відтворення рослин.

Видатні заслуги Є.Л. Кордюм відзначені багатьма нагородами і званнями: дійсний член Міжнародної академії астронавтики, Заслужений діяч науки і техніки України, повний кавалер ордена княгині Ольги (1998–2007 рр.), лауреат Державної премії України в галузі науки і техніки (1979 р.). Єлизавета Львівна мала численні медалі та почесні дипломи: золоту, дві срібні та три бронзові медалі ВДНГ СРСР (1978–1988 рр.), почесні дипломи та медалі Американського біографічного інституту та Міжнародної біографічної асоціації (1991–2010 рр.), Пам'ятну медаль Ю.В. Кондратюка (1998 р.), численні відзнаки НАН України. Свідченням міжнародного визнання заслуг Єлизавети Львівни є внесення її імені до Зали Слави Міжнародної федерації астронавтики (International Astronautical Federation Hall of Fame) у 2020 році (<https://www.iafastro.org/biographie/elizabeth-kordyum.html>), що є нагородою за особливо вагомий внесок у розвиток космічної науки і техніки.

Єлизавета Львівна належала до покоління високої честі, яке є прикладом для наслідування у любові до людей, великій мудрості та принциповості у розв'язанні життєвих проблем. Єлизавета Львівна пізнала родинне щастя та

радість материнства. Спільно зі своїм чоловіком, видатним вченим, академіком НАМН та членом-кореспондентом НАН України Віталієм Арнольдовичем Кордюмом, вона виростила дітей Марію та Олександра, брала активну участь у вихованні онуків Олени та Олексія, мала щастя дочекатися правнуків.

Єлизавету Львівну відзначали велика працелюбність і працездатність, уміння дискутувати й активно відстоювати свої наукові та громадські позиції, безкомпромісність і азарт природодослідника, пристрасність і любов до досліджень в лабораторії і в природі. Її природний дар, могутній інтелект, феноменальна наукова інтуїція, лекторська майстерність та педагогічний талант і успішність керівника, глибина душі та щедрість владно притягували серця усіх, хто працював і спілкувався з нею. Особливо це стосується широкого кола молоді, яка виросла на ідеях і прикладі Єлизавети Львівни і тепер прагне наслідувати найкращі риси її яскравої особистості.

Єлизавета Львівна належить до плеяди вчених, що відзначалися внутрішньою свободою, глибокою порядністю, широкою ерудицією та високою культурою, гострим відчуттям справедливості та наполегливості у відстоюванні власної точки зору. Вчена була сильною людиною. Протягом останніх років життя боролася з важкою хворобою, але змогла вибудувати своє життя таким чином, щоб вона не заважала головному в її житті — науці. У спілкуванні Єлизавета Львівна ніколи не скаржилася на здоров'я і завжди знаходила цікаві афоризми успішної боротьби з хворобою. До своїх останніх днів була сповнена творчих задумів і планів. Її "лебедина пісня" — робота з обґрунтування науково-дослідної теми відділу "Епігенетичні, молекулярні та клітинні механізми адаптації рослин різних екологічних угруповань до змін водного режиму біотопів", рекомендована Ученою радою Інституту ботаніки до виконання, є зразком служіння науці до останнього подиху.

Світла пам'ять про Єлизавету Львівну Кордюм — видатну вчену, прекрасну вчительку, громадську діячку, чуйну, добру і душевну людину — назавжди збережеться у серцях всіх, хто знав її і працював з нею.

Дмитро ДУБИНА, Людмила КОЗЕКО,
Ольга АРТЕМЕНКО, Олена НЕДУХА,
Галина ШЕВЧЕНКО, Олена ЗОЛОТАРЬОВА,
Оксана ВІНОГРАДОВА, Сергій МОСЯКІН

