



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.144>

RESEARCH ARTICLE

## Дослідження генетичного різноманіття та популяційної структури рижію дрібноплідного (*Camelina microcarpa*: Brassicaceae) в Україні

Владислава Г. САХАРОВА <sup>1</sup> , Ростислав Я. БЛЮМ <sup>1\*</sup> ,  
Анастасія М. РАБОКОНЬ <sup>1</sup> , Сергій Л. МОСЯКІН <sup>2</sup> , Ярослав Б. БЛЮМ <sup>1</sup> 

<sup>1</sup> Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України,  
вул. Байди-Вишневецького 2а, Київ 04123, Україна

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

\* Автор для листування: [blume.rostislav@gmail.com](mailto:blume.rostislav@gmail.com)

**Реферат.** Рід *Camelina* в ході еволюційної історії зазнав численних подій гібридизації у поєднанні з алополіплоїдією. Рижій дрібноплідний (*C. microcarpa*) — дика предкова форма олійної культури рижію посівного (*C. sativa*) — є одним із найпоширеніших представників роду. В свою чергу, *C. sativa* через звуження генетичного різноманіття внаслідок ефекту шийки пляшки та подальшого одомашнення демонструє низький рівень поліморфізму, що значно ускладнює селекцію цієї культури. Популяції *C. microcarpa* вважаються цінним природним резервуаром генетичного поліморфізму, який може бути ефективно використаний для інтрогресії генів у *C. sativa* для подолання його недостатньої генетичної варіабельності. Проте генетичне різноманіття та популяційна структура *C. microcarpa* залишаються недостатньо вивченими, особливо в Україні, яка вважається центром генетичного різноманіття роду. У нашому дослідженні використано комбінацію ТВР/сТВР- та SSR-маркерів для оцінки генетичного різноманіття та визначення популяційної структури *C. microcarpa* в Україні та частково в прилеглих регіонах Західної Європи. Це дозволило виявити три окремі генетичні популяції: південну (переважно поширена в Степовій зоні) та північно-західну (переважно у Лісостеповій зоні та частково у Прикарпатті, зокрема у Львівській області) українські, а також західноєвропейську популяцію (Польща, Угорщина, Німеччина). Південна українська популяція демонструє найвищу генетичну різноманітність, можливо, являючи собою предкову групу, тоді як північно-західна українська та західноєвропейська популяції виявляють ознаки обміну генетичним матеріалом з південною українською популяцією *C. microcarpa*. Філогенетичний аналіз підтвердив значну диференціацію трьох популяцій, тоді як аналіз структури популяції виявив високий рівень гібридизації між популяціями. Отримані результати значною мірою покращують розуміння еволюції та поширення *C. microcarpa*. Висока гетерозиготність і складна популяційна структура підкреслюють потенціал *C. microcarpa* (особливо південної української популяції) для використання як донора генетичного матеріалу для селекції *C. sativa*. Проведене дослідження дає нове уявлення про еволюцію гексаплоїдних представників роду *Camelina* та їхнє генетичне різноманіття, закладаючи основу для розроблення стратегій щодо використання генетичних ресурсів диких родичів рижію посівного для його селекційного покращення.

**Ключові слова:** Brassicaceae, *Camelina microcarpa*, дикі родичі культурних рослин, олійні культури, поширення, рижій дрібноплідний, Україна

ARTICLE HISTORY. Submitted 21 February 2025. Revised 08 April 2025. Published 18 April 2025

CITATION. Sakharova V.H., Blume R.Y., Rabokon A.M., Mosyakin S.L., Blume Y.B. 2025. Exploring the genetic diversity and population structure of little-pod false flax (*Camelina microcarpa*: Brassicaceae) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(2): 144–161. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.144>

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2025

© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2025

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

## Вступ

Протягом останніх десятиліть рід *Camelina* Crantz (*Brassicaceae/Cruciferae*) привертає все більшу увагу дослідників, певною мірою через потенційне використання рижію посівного (*Camelina sativa* (L.) Crantz) як багатофункціональної олійної культури (Nguyen et al., 2013; Rakhmetov et al., 2014; Faure, Tepfer, 2016). Завдяки особливостям складу жирних кислот олії насіння цю культуру можна використовувати як сировину для біопалива, промислову та нішеву продовольчу культуру (Yakovleva-Nosar, Lyakh, 2018; Ghidoli et al., 2023; Lykhochvor et al., 2024). Площі вирощування рижію в Європі перевищують 10 000 га щорічно (Zanetti et al., 2021). Окультурений рижій зарекомендував себе як джерело рослинної олії для виробництва біореактивного пального, яке вже використовувалося у великій кількості тестових польотів у США та Європі. На сьогодні численні дослідження підтвердили, що рижій посівний є перспективною сировиною для виробництва біопалива на основі олії у Північній Америці та Європі, зокрема й в Україні (Vollmann, Eynck, 2015; Berti et al., 2016; Blume et al., 2022). Використання біопалива, отриманого з рижію, дозволяє знизити викиди парникових газів на 80% порівняно з традиційним авіаційним паливом (Murondwa et al., 2016).

*Camelina sativa* — це давня олійна культура, яка широко культивувалась в Європі до XX століття, доки її вирощування не скоротилося на користь інших олійних культур, що призвело до зниження генетичного різноманіття в сучасних сортах (Zanetti et al., 2021; Blume et al., 2023). На сьогодні широке використання цієї культури частково обмежене через деякі несприятливі агрономічні властивості, такі як осипання насіння і вилягання, що знижують урожайність, а також через відсутність стабільних та інтенсивних селекційних програм, спрямованих на досягнення рівня врожайності, зіставного з більш усталеними олійними культурами, такими як ріпак (Vollmann, Eynck, 2015; Berti et al., 2016; Komarova, Rozhkov, 2020; Zanetti et al., 2021; Hryhoriv et al., 2023). Проте, селекція цієї культури значною мірою обмежена надзвичайно низьким генетичним різноманіттям, що ускладнюється через її факультативне самозапилення (Manca et al., 2012; Kagale et al., 2014). Окрім

того, алогексаплоїдна організація геному *C. sativa* ( $2n = 6x = 40, N^6N^7H^7$ ) ще більше ускладнює дослідження, спрямовані на покращення цієї культури (Kagale et al., 2014; Blume et al., 2023). З огляду на вищезазначене, інтрогресія генів від диких родичів рижію виглядає перспективною можливістю для подолання його низького генетичного різноманіття.

Рід *Camelina* є відносно невеликим і складається з семи–восьми видів, з різним рівнем плоідності, причому більшість поліплоїдів мають складне алополіплоїдне походження (Blume et al., 2023). Ареал більшості диплоїдних видів дуже обмежений: *C. hispida* Boiss. та *C. laxa* C.A. Mey. поширені в Ірано-Туранському флористичному регіоні, а *C. neglecta* J.R. Brock, Mandáková, Lysak & Al-Shehbaz нині зафіксований лише у Франції (Brock et al., 2019; Žerdoner Čalasan et al., 2019). Проте види з вищою плоідністю, такі як тетраплоїдний вид *C. rumelica* Velen., поширені щонайменше в межах усього Євразійського степового поясу та південних частин Європи, а гексаплоїдний вид *C. microcarpa* Andr. ex DC. тепер вже широко розповсюдився у багатьох регіонах світу як адвентивна рослина (Ijinska et al., 2007; Eliáš et al., 2014; Brock et al., 2018, 2022a, 2022b; Žerdoner Čalasan et al., 2019; Mandáková, Lysak, 2022, etc.). *Camelina microcarpa* часто розглядається як найбільш перспективний дикий родич для міжвидової гібридизації з культивованими рослинами *C. sativa*. Цей дикий родич є по суті доодомашненою формою рижію посівного, має однакову з ним плоідність та значно вищий рівень генетичного різноманіття (Blume et al., 2023). Однак це завдання ще більше ускладнюється наявністю кількох відмінних між собою цитотипів у межах збірного виду *C. microcarpa sensu lato* (у широкому розумінні, на основі морфології), який, як виявилось, може існувати у вигляді диплоїдної форми (нещодавно виявленої та визнаної тепер як окремий вид *C. neglecta*), тетраплоїдної (*C. intermedia*, nom. provis.) та принаймні двох генетично різних гексаплоїдних форм (Mandáková et al., 2019; Mandáková, Lysak, 2022). Таким чином, у межах *C. microcarpa sensu lato* виявлені криптичні види, завдяки чому таксономічне розуміння *C. microcarpa sensu stricto* (у вузькому розумінні) звужується до включення лише гексаплоїдних форм. Крім того, нещодавне секвенування диплоїдних видів *Camelina* значно

сприяло сучасному розумінню еволюції цього роду (Martin et al., 2022; Chaudhary et al., 2023a; Wang et al., 2024).

Результати недавніх досліджень структури популяцій та складу цитотипів *C. microcarpa* засвідчили, що цей вид представлений кількома фенотипово (морфологічно) подібними формами з відмінностями у рівнях плоідності, кількості хромосом ( $2n = 4x = 26$ ,  $2n = 6x = 38$ ,  $2n = 6x = 40$ ) та з різною структурою геному, відповідно (Martin et al., 2017; Mandáková et al., 2019; Chaudhary et al., 2020). Представники цих трьох цитотипів зазвичай можуть траплятися навіть у межах однієї популяції або на сусідніх територіях (Martin et al., 2017). Було показано, що лише один цитотип *C. microcarpa*, а саме (цитотип) 1 ( $2n = 6x = 40$ ,  $N^6N^7N^7$ ), відображає походження та структуру геному від *C. sativa* і може ефективно гібридизувати з окультуреним рижієм посівним; натомість схрещування з *C. microcarpa* із меншою кількістю хромосом має дуже обмежений успіх (Martin et al., 2019). На жаль, представники цього цитотипу ( $2n = 6x = 40$ ) здебільшого поширені в обмеженому ареалі Кавказького регіону, хоча в деяких дослідженнях повідомлялось про його наявність у Північній Америці та Україні. Більш поширений цитотип *C. microcarpa* — (цитотип) 2 ( $2n = 6x = 38$ ,  $N^6N^7N^6$ ) — є домінуючим і трапляється в Євразії та Північній Америці (Brock et al., 2020, 2022a, 2022b). Однак цей цитотип має інше геномне походження, ніж *C. sativa*, що обмежує його сумісність при схрещуванні з окультуреною формою рижію посівного (Martin et al., 2019; Mandáková, Lysak, 2022).

Східна Європа, зокрема й Україна, вважається важливим осередком генетичного різноманіття гексаплоїдних видів *Camelina* (Iljinska et al., 2007; Ghamkhar et al., 2010; Blume et al., 2024a). Попередні дослідження свідчать про наявність щонайменше двох окремих генетичних популяцій *C. microcarpa* (цитотипу) 2 в Україні. Водночас, також повідомлялось про наявність на території України і *C. microcarpa* (цитотипу) 1 (Brock et al., 2020, 2022a; Blume et al., 2023, 2024a). Крім того, південно-західна частина України є регіоном, звідки цей таксон був вперше описаний за гербарними зборами Антонія Анджейовського (Mosyakin, Brock, 2021). Зважаючи на вищезазначене, комплексний аналіз генетичного різноманіття та популяційної

структури *C. microcarpa* в цьому регіоні має велике наукове та потенційне практичне значення. Проте, генетичне різноманіття та популяційна структура *C. microcarpa* залишаються недостатньо вивченими, особливо в Україні, яка вважається центром генетичного різноманіття роду. Це значно обмежує використання рижію дрібноплідного у селекційних програмах *C. sativa*. Краще розуміння генетичного різноманіття та популяційної структури виду на цій території в майбутньому дозволить ефективно використовувати дикі генотипи *C. microcarpa* у селекційних програмах *C. sativa*, спрямованих на подолання низького генетичного різноманіття окультуреного рижію посівного. Тому метою представленої роботи була оцінка генетичної різноманітності та популяційної структури *C. microcarpa* в Україні та частково в прилеглих регіонах Західної Європи.

## Матеріали та методи

### Рослинний матеріал

У цьому дослідженні проаналізовано 76 зразків рослин, більшість з яких були відібрані з Національного гербарію України — гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (міжнародний акронім KW згідно з *Index Herbariorum*, Thiers, 2009–onward), з різних регіонів України; та 6 зразків — з USDA National Plant Germplasm System (США) (PI 633186, PI 633187, PI 633188, PI 633189, PI 633190, PI 650137). Вік зразків значно варіювався: найстаріші екземпляри датуються серединою XIX століття, тоді як найсвіжіші зразки були зібрані у 2020 р. (Blume et al., 2024a). Повний список досліджуваних зразків наведено в табл. 1. Відбір рослинного матеріалу з гербарних зразків здійснювався мінімально деструктивним способом. Як правило, відбирали фрагмент листка 1×1 мм. Однак гербарні колекції часто містять рослини, зібрані на різних стадіях їхнього життєвого циклу, часто з мінімальною кількістю листків або й взагалі безлисті. Тому у роботі були використані не тільки листки, а й насіння та стулки стручечків. Для зразків, отриманих із USDA-NPGS, у дослідженні використовувалося насіння.

### Виділення ДНК та ПЛР аналіз

Геномну ДНК виділяли за допомогою DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN) за протоколом, модифікованим

нами для гербарних зразків (Sakharova et al., 2022). Зразки вагою приблизно 0,1–0,5 мг поміщали у пластикові пробірки об'ємом 1,5 мл та заморожували в рідкому азоті. Після заморожування зразки подрібнювали до порошкоподібного стану безпосередньо в пробірках, використовуючи стерильний пластиковий товчач. Інкубували 60 хв (замість стандартних 10 хв, зазначених у протоколі цього набору) при 65 °С. Потім у пробірку додавали 450 мкл AP1 буферу (замість 400 мкл згідно до стандартного протоколу) та 4 мкл RNaseA та перемішували на вортексі. Після етапу лізису додавали 130 мкл P3 буферу та інкубували 10 хв (замість 5 хв) на льоду. Було встановлено, що подібна модифікація цього етапу сприяє кращому осадженню білків та полісахаридів (Drábková et al., 2012; Costa et al., 2014). Для елюювання ДНК двічі додавали по 15 мкл AE буферу на 10 хв (замість 50 мкл на 5 хв) при кімнатній температурі.

Полімеразну ланцюгову реакцію проводили за допомогою ампліфikatorа Thermal Cycler 2720 (Applied Biosystems, США), використовуючи специфічні праймери до мікросателітних послідовностей (SSR-аналізу), що продемонстрували високу варіабельність при дослідженні *C. sativa*, а саме п'ять SSR-маркерів (Lib19, P6E4, P3C3, P4E6, P4C2) (Manca et al., 2012; Blume et al., 2020). Крім того, використовували вироджені праймери до першого інтрону генів  $\beta$ -тубуліну (ТВР-аналіз) та до другого інтрону (сТВР) (Galasso et al., 2015; Braglia et al., 2023), оскільки інтрони генів  $\beta$ -тубуліну були продемонстровані як надійні маркери для *Camelina* (Blume et al., 2020).

Оскільки гербарна ДНК може бути частково деградованою, ефективніше ПЛР проходила з використанням набору реагентів для ампліфікації ДНК з "гарячим стартом" (Neogene PCR mix 2x HOT) за заздалегідь підібраними протоколами для ТВР/сТВР-аналізу: початкова денатурація при 95 °С — 12 хв., 40 циклів ампліфікації (94 °С — 30 с, 55 °С — 40 с, 72 °С — 1 хв 30 с), кінцеве подовження за 72 °С протягом 8 хв, утримання за 15 °С. Для SSR-аналізу застосовувався такий протокол: початкова денатурація при 95 °С — 12 хв, 35 циклів ампліфікації (денатурація при 94 °С — 30 с, відпал праймерів при оптимальній температурі — 30 с, елонгація при 72 °С — 30 с), кінцева елонгація при 72 °С — 8 хв, утримання при 15 °С. Послідовності

використаних праймерів SSR-маркерів (P3C3, P4C2, P6E4, P4E6, Lib19) та ТВР/сТВР та їхні температури відпалу були опубліковані нами раніше (Blume et al., 2020). Продукти ампліфікації розділяли за допомогою вертикального електрофорезу в 6%-му поліакриламідному гелі за неденатуруючих умов в 1× TBE-буфері (час розділення фрагментів становив 2–3 години при 350 В). Відтворювані фрагменти ДНК візуалізували шляхом фарбування нітратом срібла (Benbouza et al., 2006). Довжину фрагментів визначали за допомогою маркера довжини ДНК (O'Gene Ruler™ 100bp Plus DNA Ladder; Thermo Fisher Scientific, США) (Braglia et al., 2023).

### Оцінка ефективності маркерів та визначення структури генетичного різноманіття *C. microcarpa*

Цифрові фотографії гелів аналізували за допомогою програми Gel Analyzer (<https://gelanalyzer.software.informer.com/1.0/>). В отриманих профілях ТВР, сТВР і SSR були оцінені лише відтворювані та чіткі смуги. Фрагменти записували за допомогою двійкової системи: наявним фрагментам присвоювали значення 1, а відсутнім — 0. Отримані дані молекулярних маркерів були використані для подальшого філогенетичного аналізу. Оптимальні моделі для побудови дерева методом максимальної правдоподібності (Maximum Likelihood, ML) визначали за допомогою ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 2017). Для набору використаних маркерів оптимальною моделлю була JC2+FG+I+G4. Філогенетичний аналіз (ML) проводили за допомогою веб-версії інструменту IQ-TREE (<http://iqtree.cibiv.univie.ac.at>) (Nguyen et al., 2015; Trifinopoulos et al., 2016) з бутстреп-підтримкою 1000, використовуючи UFBoot для ультрашвидкого бутстрепування (Hoang et al., 2018). Отримані філогенетичні дерева були візуалізовані за допомогою веб-версії iTOL v6 (<https://itol.embl.de>) (Letunic, Bork, 2024).

Для визначення популяційної структури та генетичного різноманіття використовували програму STRUCTURE 2.2.3 (Hubisz et al., 2009). Для реконструкції не використовувалися попередні дані щодо походження зразків. Для аналізу були встановлені такі параметри: 10<sup>5</sup> ітерацій випалювання (burn-in) та 2×10<sup>5</sup> ітерацій для обрахунку Марківських ланцюгів Монте-Карло (Markov Chain Monte Carlo, MCMC).



Таблиця 1. Локації збору гербарних зразків *Camelina microcarpa* (KW) та зразків, отриманих від USDA National Plant Germplasm System, які були використані для молекулярно-генетичного аналізуTable 1. Collection localities of herbarium specimens of *Camelina microcarpa* (KW) and accessions obtained from the USDA National Plant Germplasm System, which were used for molecular genetic analysis

Назва зразка	Код зразка	Місце походження зразка	Рік збору
Cm1	KW134672 (JRB 184)	Україна, Львівська обл., Золочівський р-н, 3 км на схід від с. Куровичі	2017
Cm2	KW134673 (JRB 186)	Україна, Львівська обл., Бродівський р-н, с. Переліски	2017
Cm3	KW134674 (JRB 187)	Україна, Львівська обл., Золочівський р-н, с. Підгайчики	2017
Cm4	KW134675 (JRB 189)	Україна, Тернопільська обл., м. Кременець	2017
Cm5	KW134676 (JRB 191)	Україна, Черкаська обл., м. Тальне	2017
Cm6	KW134677 (JRB 192)	Україна, Черкаська обл., 6 км на південний захід від м. Жашків	2017
Cm7	KW134678 (JRB 193)	Україна, Вінницька обл., між селами Городок та Леухи	2017
Cm8	KW134679 (JRB 194)	Україна, Вінницька обл., сел. Теплик	2017
Cm9	KW134680 (JRB 196)	Україна, Вінницька обл., між селами Шляхова та Джулинка	2017
Cm10	KW134681 (JRB 197)	Україна, Кіровоградська обл., Благовіщенський р-н, с. Станіславове	2017
Cm11	KW140071	Україна, Запорізька обл., Бердянський р-н, західна околиця с. Куликівське	2013
Cm12	KW140096	Україна, Дніпровська обл., Васильківський р-н, південно-західна околиця с. Добровілля	2019
Cm13	KW s.n.	Україна, Харківська обл., Зміївський р-н, с. Бірки	1922
Cm14	KW s.n.	Україна, Харківська обл., м. Харків (нинішній р-н Журавлівка)	1863
Cm15	KW5506	Україна, м. Київ (залізниця біля Байкового кладовища)	1921
Cm16	KW00102425	Україна, Сумська обл., Липоводолинський р-н	Після 2000
Cm18	KW00111922	Україна, Миколаївська обл., с. Водяно-Лорине, природний заповідник "Єланецький степ"	2014
Cm20	KW009202	Україна, м. Київ, Байкове — Деміївка	1902
Cm21	KW088500	Україна, Івано-Франківська обл., між селами Жабокруки та Герасимов	2010
Cm23	KW127292	Україна, Одеська обл., між селами Іванове (Свердлове) та Благодатне	2005
Cm24	KW127801	Україна, Полтавська обл., біля с. Оржиця на р. Гнила Оржиця	2016
Cm25	KW132617	Україна, Запорізька обл., Коса Бирючий острів	2018
Cm26	KW132616	Україна, Запорізька обл., околиці с. Виноградне	2018
Cm27	KW133416	Україна, Харківська обл., сел. Кав'яги	2014
Cm28	KW1461	Україна, Харківська обл., 3,2 км на північний схід від м. Куп'янськ	1912
Cm29	KW s.n.	Україна, Харківська обл., околиця м. Харків	1921
Cm31	KW005505	Україна, м. Київ (залізниця біля Байкового кладовища)	1921
Cm32	KW s.n.	Україна, м. Київ (залізниця біля Байкового кладовища)	1921
Cm33	KW s.n.	Україна, Правобережний Лісостеп	1921
Cm34	KW00111932	Україна, Херсонська обл., (Новотроїцький р-н), с. Василівка, о-в Чурюк	2014
Cm36	KW127242	Україна, Одеська обл., с. Маяки	2004
Cm38	KW127248	Україна, Одеська обл., між с. Сербка та с. Новомиколаївка	2005
Cm40	KW s.n.	Україна, Донецька обл., с. Хомутове, заповідник Хомутовський степ	1953

Назва зразка	Код зразка	Місце походження зразка	Рік збору
Cm41	KW s.n.	Україна, Луганська обл., с. Криничне, берег р. Черепаха	1959
Cm42	KW s.n.	Україна, Луганська обл., Стрільцівський степ, перелог	1957
Cm43	KW s.n.	Україна, Луганська обл., с. Кабанне, р. Красна	1932
Cm44	KW s.n.	Україна, Луганська обл., Провальський степ, на схилі балки Ковалевої	1936
Cm45	KW s.n.	Україна, Луганська обл., Провальський степ, Королівські скелі	1936
Cm46	KW s.n.	Україна, Луганська обл., с. Нова Астрахань [Старобільський уз.]	1902
Cm47	KW010537	Україна, м. Київ, ст. м. Петрівка, з/д	1991
Cm50	KW s.n.	Україна, Луганська обл., Старобільський р-н [Харківська губ., Старобільський уз.]	До 1925
Cm52	KW009659	Україна, Івано-Франківська обл., с. Пійло	1978
Cm53	KW s.n.	Україна, Миколаївська обл., Миколаївський р-н, с. Петрово-Солониha [вапнякові кам'янисті схили по [Півд.] Бугу, Солониha ]	1928
Cm56	KW s.n.	Україна, Миколаївська обл.	1926
Cm57	KW s.n.	Україна, Миколаївська обл.	1926
Cm58	KW s.n.	Україна, Миколаївська обл., с. Інгулка	1949
Cm59	KW s.n.	Україна, Миколаївська обл., м. Баштанка	1949
Cm60	KW s.n.	Україна, Миколаївська обл., с. Володимирівка	1949
Cm61	KW s.n.	Україна, Миколаївська обл., Первомайський р-н	1988
Cm62	KW s.n.	Україна, Одеська обл., с. Жовтневе	1952
Cm63	KW s.n.	Україна, Одеська обл., с. Озерне, берег оз. Ялпуг	1972
Cm64	KW s.n.	Україна, Одеська обл., с. Затока / с. Кароліно-Бугаз, вздовж Дністровського лиману	1971
Cm65	KW s.n.	Україна, Одеська обл., околиці м. Болград	1971
Cm66	KW067401	Україна, Хмельницька обл., м. Кам'янець-Подільський, р. Смотрич	1996
Cm67	KW s.n.	Україна, Херсонська обл., Асканія-Нова, урочище Кролі	1925
Cm68	KW s.n.	Україна, Запорізька обл., м. Приморськ [м. Ногайськ]	1915
Cm69	KW s.n.	Україна, Запорізька обл., с. Біленьке в бік с. Лисогірка	1930
Cm70	KW s.n.	Україна, Запорізька обл., м. Пологи	1928
Cm71	KW s.n.	Україна, Запорізька обл., о-в Хортиця	1927
Cm72	KW s.n.	Україна, Запорізька обл., с. Новобогданівка	1911
Cm73	KW s.n.	Україна, Запорізька обл., м. Бердянськ	1969
Cm76	KW s.n.	Україна, Хмельницька обл., м. Кам'янець-Подільський	1980
Cm77	KW s.n.	Україна, Хмельницька обл., с. Жванець	1949
Cm78	KW s.n.	Україна, Хмельницька обл., с. Жванець	1949
Cm82	KW s.n.	Україна, Кіровоградська обл., м. Кропивницький [?]	1921
Cm83	KW s.n.	Україна, Кіровоградська обл., м. Кропивницький, район Балашівка	1921
Cm84	KW s.n.	Україна, Дніпропетровська обл., м. Дніпро	1853
Cm85	KW s.n.	Україна, Дніпропетровська обл., між с. Орловщина та м. Новомосковськ, по лівому березі р. Самари	1926
Cm86	KW s.n.	Україна, Черкаська обл., села Прохорівка та Сушки, на березі р. Дніпро	1940
Cm98	PI 633186	Угорщина	-
Cm99	PI 633187	Польща	-
Cm100	PI 633188	Польща, м. Хелм	-
Cm101	PI 633189	Польща, м. Хелм	-
Cm102	PI 633190	Німеччина	-
Cm105	PI 650137	Німеччина	-
Cm113	KW s.n.	Молдова	1886

Передбачувана кількість популяцій ( $K$ ) варіювалася від 1 до 10. Найімовірніше значення  $K$  було визначене за допомогою StructureSelector (<https://lmm.ac.cn/StructureSelector/>) (Raj et al., 2014; Li, Liu, 2018). Цей підхід базувався на методі  $\Delta K$ , який є спеціальним статистичним критерієм, що оцінює швидкість зміни логарифмічної ймовірності даних при різній кількості кластерів, відповідно до опису Evanno et al. (2005). Для виявлення структури популяцій у межах окремого цитотипу було використано метод, відповідно до опису Puechmaile et al. (2016). Для візуалізації результатів STRUCTURE використовували програмне забезпечення Clumrak (Korelman et al., 2015). Графік PCA був обчислений в R за допомогою бібліотеки adegenet та візуалізований із використанням бібліотеки ggplot2 (Jombart, Ahmed, 2011). Значення  $H_e$ ,  $H_o$ ,  $F_{st}$  обчислювали за допомогою бібліотеки R hierfstat (de Meeûs, Goudet, 2007).

## Результати та обговорення

В ході дослідження генетичного різноманіття популяцій *C. microcarpa* в Україні нами було проаналізовано 76 гербарних зразків, що походять з різних регіонів України та були раніше нами використані при попередньому дослідженні поширення цього виду на території України (Blume et al., 2024a). При проведенні молекулярно-генетичних досліджень ми не виявили суттєвих закономірностей між віком зразка та виходом ДНК з тієї чи іншої тканини аналізованих рослин. За результатами проведеного дослідження нами було отримано типові молекулярні профілі рослин *C. microcarpa* з використанням як SSR- так і TBP/cTBP-маркерів (маркери, що ґрунтуються на оцінці поліморфізму довжини 1-го або 2-го інтрону генів  $\beta$ -тубуліну, відповідно) (рис 1). Саме консервативність генів тубуліну робить можливим їхнє використання як молекулярно-генетичних маркерів або маркерних генів (Yemets et al., 2008; Rabokon, 2021; Braglia et al., 2023). Раніше ми повідомляли про можливість використання комбінації цих маркерних систем для оцінки генетичного різноманіття *C. sativa* (Blume et al., 2020). Відповідно до результатів наших попередніх досліджень, кількість цільових ампліконів для використаних SSR-маркерів може бути більше одного, що може бути пов'язане з

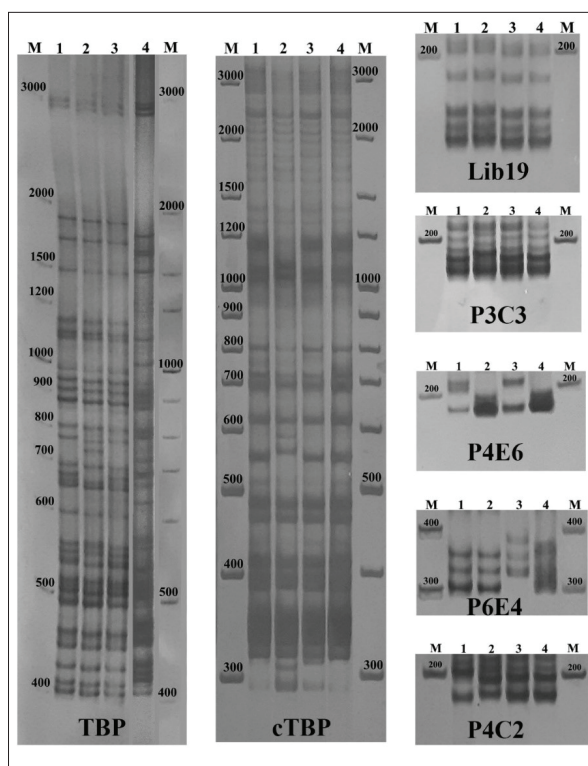
поліплоїдною природою деяких представників роду *Camelina*. У той же час кількість цільових ампліконів для TBP/cTBP-маркерів може сягати близько 34-х, оскільки саме така кількість генів  $\beta$ -тубуліну була виявлена нами раніше в алогексаплоїдному геномі *C. sativa* (Blume et al., 2024b). Однак кількість ампліконів може варіювати у більш поліморфного дикого виду *C. microcarpa*, через можливу наявність алелів  $\beta$ -тубуліну у гетерозиготному стані, або через зміну кількості цих генів у ходів еволюції.

Нами виявлено, що розмір цільових ампліконів, отриманих у результаті використання TBP/cTBP-маркерів, варіював у межах 387–1980 п.н. для 1-го інтрону та 280–2020 п.н. для 2-го інтрону генів  $\beta$ -тубуліну у *C. microcarpa*. При цьому діапазон розмірів цільових ампліконів SSR-маркерів був значно меншим: для P3C3 він становив 169–182 п.н., Lib19 — 120–152 п.н., P4E6 — 177–208 п.н., P4C2 — 173–209 п.н., P6E4 — 296–320 п.н. Розміри ампліконів SSR-маркерів, ідентифіковані для *C. microcarpa*, співпадають з даними, що раніше повідомлялись для аналізу різних генотипів *C. sativa* (Manca et al., 2012; Blume et al., 2020). На основі отриманих молекулярно-генетичних профілів було обраховано коефіцієнти поліморфізму для кожного з використаних маркерів (PIC — Polymorphic Information Content), що дозволило оцінити "роздільну здатність" кожного з маркерів при вивченні міжгенотипової варіації *C. microcarpa*. Серед SSR-маркерів найвищі рівні поліморфізму демонструють P4C2 (PIC = 0,241) і P3C3 (PIC = 0,230), що свідчить про те, що вони є найбільш інформативними для оцінки генетичного різноманіття. Lib19 (PIC = 0,193) має найнижче значення, що вказує на відносно нижчу варіабельність цього локусу у різних генотипів *C. microcarpa*. Інші SSR-маркери вказували помірні значення поліморфізму. Значення PIC для P4E6 становило 0,21, а для P6E4 — 0,216 відповідно. Маркери TBP (PIC = 0,268) і cTBP (PIC = 0,272) демонстрували найвищі загальні значення PIC, що може вказувати на їхню значну дискримінаційну силу, особливо для диференціації внутрішньовидових таксономічних груп.

Хоча SSR-маркери можуть бути корисним доповненням для уточнення даних генетичного різноманіття, TBP і cTBP забезпечують більшу роздільну здатність, що є критично важливим при вивченні популяційної структури

*C. microcarpa*. Класично, SSR-маркери вважаються більш варіабельними і, відповідно, більш придатними для розрізнення зразків саме на рівні генотипів (Rabokon, 2021; Bog et al., 2022). Подібне твердження є справедливим і для деяких представників роду *Camelina*, оскільки зазвичай TBP/сTBP-маркери використовувалися для розділення таксономічних груп на рівні виду або підвидів (Manca et al., 2012; Galasso et al., 2015). Раніше подібна стратегія була застосована нами на прикладі *Brassica rapa* L. та представників роду *Prunus* L. (Lykholat et al., 2022; Rabokon et al., 2023). У випадку виду *C. sativa*, який вирізняється факультативною самоzapильністю та низьким рівнем генетичного різноманіття, використання саме комбінації маркерів SSR та TBP/сTBP було найбільш ефективним підходом, оскільки лише останніх було недостатньо для вивчення між-генотипового різноманіття (Blume et al., 2020). В ході даного дослідження, навпаки, TBP/сTBP виявились більш поліморфними, аніж класичні SSR-маркери, що може бути пов'язане із значно вищим рівнем генетичного різноманіття у дикого виду *C. microcarpa*. Використання TBP/сTBP є також доцільним за умов обмеженості рослинного матеріалу (наприклад, гербарні колекції), оскільки ці маркери дозволяють охопити одночасно велику кількість незчеплених локусів (Bog et al., 2022; Sakharova et al., 2023).

Надалі отримані дані були використанні для проведення популяційного STRUCTURE-аналізу, з тестуванням значень  $K$  від 1 до 10. Було встановлено, що  $K = 3$  є оптимальною кількістю кластерів, що було підтверджено двома різними статистичними підходами оцінки достовірності кластеризації (Evanno-method та Puechmaillie-method). Таким чином, вперше було показано, що на території України наявні три окремі генетичні популяції рижію дрібноплідного (рис. 2A), хоча раніше припускалася наявність лише двох (Brock et al., 2020). На рис. 2A наведено географічне розташування представників трьох популяцій *C. microcarpa* по всій Україні: південна українська популяція (pop1, помаранчева), північно-західна українська (pop2, блакитна) та західноєвропейська (pop3, фіолетова). Слід зазначити, що ареали цих генетичних популяцій частково перекриваються, оскільки відсутні значні географічні бар'єри, котрі сприяли б чіткому розмежуванню окремих груп представників *C. microcarpa*.



**Рис. 1.** Молекулярно-генетичні профілі зразків *Camelina microcarpa*, отримані за допомогою TBP/сTBP- та різних SSR-маркерів. М — маркер молекулярної маси, п.н.; 1 — зразок Cm75; 2 — Cm76; 3 — Cm77; 4 — Cm82. Назви зразків наведені у таблиці 1

**Fig. 1.** Molecular genetic profiles of *Camelina microcarpa* accessions obtained using TBP/сTBP- and various SSR-markers. M — molecular weight marker, bp; 1 — accession Cm75; 2 — Cm76; 3 — Cm77; 4 — Cm82. The names of the accessions correspond to those in Table 1

Південна українська популяція (pop1) переважно здебільшого в південних і південно-східних областях України (переважно Степова зона), однак поодинокі рослини, що генетично належать до даної популяції, трапляються також в центральних і східних областях, що можна пояснити антропогенним розселенням (занесенням) рослин поза межі природного ареалу. Північно-західна українська популяція *C. microcarpa* (pop2) зосереджена значною мірою в західній і центральній частинах України (переважно у Лісостеповій зоні та на Прикарпатті), але її представники також можуть траплятись і на півдні, навіть уздовж узбережжя Чорного моря. Рослини з західноєвропейської генетичної популяції (pop3) в основному були відмічені на півдні України,



хоча її представники були виявлені й на заході та півночі України. Цікавим є також той факт, що у м. Києві було знайдено представників усіх трьох ідентифікованих популяцій, що може відображати значну роль антропогенного чинника у поширенні тих чи інших рослин *C. microcarpa* поза межі їхніх природних ареалів (рис. 2А). Це також підкреслює роль Київського мегаполісу як одного з центрів первинного занесення діаспор і своєрідного "місця акумуляції" адвентивних рослин в Україні (Mosyakin, Mosyakin, 2021; Koniakin et al., 2023; Shynder et al., 2024, etc.).

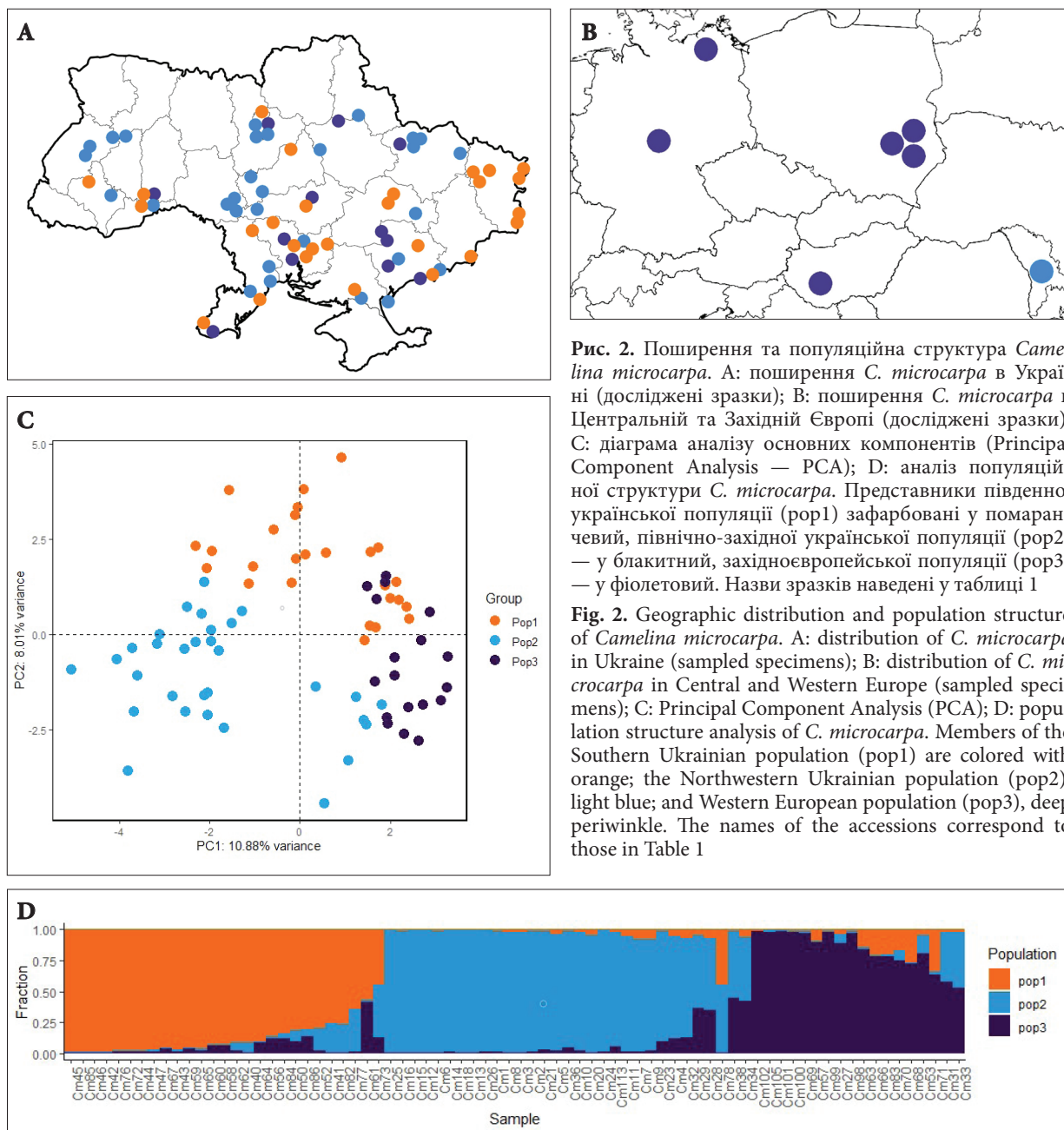
Представники західноєвропейської популяції (pop3) *C. microcarpa* широко поширені в Центральній і Західній Європі. Серед аналізованих зразків до цієї популяції можна віднести рослини, що походять з території Німеччини, Польщі та Угорщини, що вказує на потенційно доволі широке географічне поширення цієї популяції (рис. 2В). Слід зазначити, що на території західної України (Львівська, Івано-Франківська обл., тощо) відмічено доволі мало представників західноєвропейської популяції (рис. 2А), в той час як у Польщі, близько до кордону з Україною, представники pop3 трапляються (рис. 2В). Найвірогідніше, у даному випадку Карпати слугують географічним бар'єром для змішування цих популяцій, оскільки за довгий час досліджень власне у Карпатах представники роду *Camelina* не були зафіксовані (Cijnska et al., 2007; Blume et al., 2024a).

Можливо, потрапляння представників західноєвропейської популяції на територію України може бути пояснене їхнім розселенням, що могло відбуватись в обхід Карпат через Нижньодунайську рівнину далі до Паннонської рівнини (Угорщина), де вже рослини цієї популяції можуть бути доволі поширеними. Прикладом такого поступового розселення є наявність представника північно-західної української популяції *C. microcarpa* (pop2) на території Молдови (рис. 2В). Також можна розглядати траєкторію поширення у зворотному напрямку, якщо враховувати модель розповсюдження *C. microcarpa* з Ірано-Туранського регіону (центру походження) та Кавказу до Європи через територію України (первинного ареалу розселення за межами центру походження) (Ghamkhar et al., 2010; Žerdoner Čalasan et al., 2019; Brock et al., 2022b; Blume et al., 2023). У такому випадку слід розглядати західноєвропейську популяцію, як таку,

що виникла в результаті потрапляння окремих рослин *C. microcarpa* з території поширення однієї з українських популяцій. Однак, це питання потребує подальших досліджень, що охоплюватимуть значно більші ареали поширення *C. microcarpa*.

На рис. 2С наведено діаграму PCA, котра ілюструє генетичні зв'язки між трьома популяціями *C. microcarpa*, де на PC1 припадає 10,88% генетичної варіації, а на PC2 — 8,01%. На діаграмі спостерігаються чіткі ознаки кластеризації, що вказують на значну генетичну диференціацію між встановленими популяціями. Усі три популяції формують чітко окреслені кластери, що може вказувати на доволі високу генетичну однорідність рослин у досліджуваних популяціях. Слід зауважити, що усі три кластери тією чи іншою мірою перекриваються між собою. Найбільш значуще перекриття спостерігається між кластерами популяцій pop1 та pop3, що може свідчити про наявність певного потоку генів або їхнє спільне походження. Навпаки, кластер pop2 чітко відокремлений від pop1 і частково від pop3, що може вказувати на більшу генетичну відокремленість цієї популяції від інших. Загалом PCA-діаграма підтверджує наявність трьох генетично диференційованих популяцій, між якими, однак, є певний обмін генетичним матеріалом (рис. 2С).

Потік генів між деякими з популяцій підтверджується гістограмою генетичного походження зразків, отриманою в результаті STRUCTURE-аналізу (рис. 2D), де кожна смужка представляє окремий зразок, а кольори вказують на частку внеску генетичного матеріалу від кожної з популяцій (змішаність походження). У південній та північно-західній українських популяціях *C. microcarpa* (pop1 та pop2 відповідно) щонайменше третина зразків має змішане походження, в той час як у західноєвропейській популяції (pop3) таких рослин зі змішаним походженням було не менше половини. Зазначимо, що найчастіше представники північно-західної української популяції змішувались з представниками південної української популяції, і набагато рідше з представниками західноєвропейської популяції (рис. 2D), що добре пояснюється географією цих популяцій (рис. 2А). У той же час представники західноєвропейської популяції найчастіше мали домішку лише південної української популяції (pop1). Ці



**Рис. 2.** Поширення та популяційна структура *Camelina microcarpa*. А: поширення *C. microcarpa* в Україні (досліджені зразки); В: поширення *C. microcarpa* в Центральній та Західній Європі (досліджені зразки); С: діаграма аналізу основних компонентів (Principal Component Analysis — PCA); D: аналіз популяційної структури *C. microcarpa*. Представники південної української популяції (pop1) зафарбовані у помаранчевий, північно-західної української популяції (pop2) — у блакитний, західноєвропейської популяції (pop3) — у фіолетовий. Назви зразків наведені у таблиці 1

**Fig. 2.** Geographic distribution and population structure of *Camelina microcarpa*. A: distribution of *C. microcarpa* in Ukraine (sampled specimens); B: distribution of *C. microcarpa* in Central and Western Europe (sampled specimens); C: Principal Component Analysis (PCA); D: population structure analysis of *C. microcarpa*. Members of the Southern Ukrainian population (pop1) are colored with orange; the Northwestern Ukrainian population (pop2), light blue; and Western European population (pop3), deep periwinkle. The names of the accessions correspond to those in Table 1

результати добре узгоджуються не лише з географією зразків (рис. 2A, B), але й з результатами PCA (рис. 2C), в яких перекривання кластерів найчастіше вказує на змішане походження зразків.

Також, переважний потік генів від pop2 до pop1 та від pop1 до pop3 добре підтверджується мірою генетичної диференціації цих популяцій. Західноєвропейська та південна українська

популяції є дуже генетично близькими (pop1/pop3,  $F_{st} = 0,082$ ). Аналогічно, північно-західна та південна українська популяції є так само генетично близькими групами (pop1/pop2,  $F_{st} = 0,081$ ). Однак, північно-західна українська та західноєвропейська популяції є значно більш віддаленими між собою (pop2/pop3,  $F_{st} = 0,115$ ), що підтверджує думку про їхню більшу генетичну (або й частково географічну) ізоляцію й

добре корелює з результатами PCA та STRUCTURE (рис. 2C, D). Разом із цим, усі три популяції мають негативний коефіцієнт інбридингу (загальний  $F_{is} = -0,228$ ), що вказує на значний потік генів та так званий надлишок гетерозигот. Південна українська популяція характеризується найнижчим значенням коефіцієнту інбридингу (pop2,  $F_{is} = -0,280$ ), що вказує на її найбільш активне одночасне змішування з обома сусідніми популяціями. У той же час північно-західна українська та західноєвропейська популяції також виказували характерні ознаки аутбридингу, хоча і дещо меншою мірою (pop2,  $F_{is} = -0,196$ ; pop3,  $F_{is} = -0,210$ ).

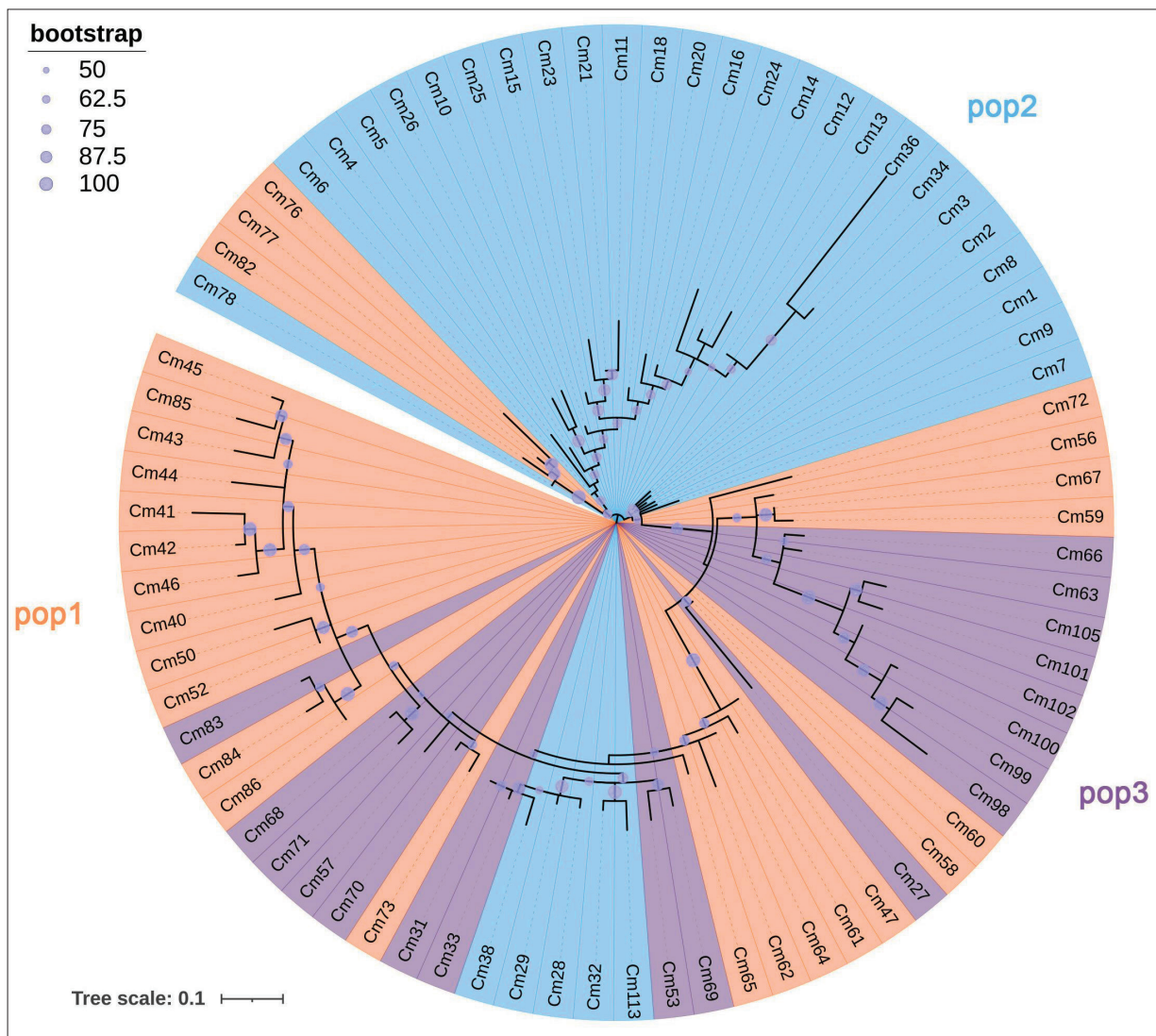
Надлишок гетерозиготності виявлявся у вищих значеннях фактичної гетерозиготності за очікувану ( $H_o > H_e$ ). Найвища гетерозиготність була виявлена у південній українській популяції (pop1,  $H_o = 0,226$ ;  $H_e = 0,153$ ), дещо нижчим рівнем гетерозиготності характеризувалася північно-західна українська популяція (pop2,  $H_o = 0,206$ ;  $H_e = 0,15$ ), а західноєвропейська — найнижчим (pop3,  $H_o = 0,166$ ;  $H_e = 0,119$ ). Подібні показники свідчать про наявність потоку генів між популяціями. Знижений рівень генетичного різноманіття у західноєвропейській популяції може свідчити про її вторинне походження від обмеженої кількості зразків з популяції, яка до цього вже існувала поза центром походження виду. Вищий рівень гетерозиготності в двох українських популяціях *S. microcarpa* (як і сам факт наявності двох гетерогенних популяцій) є додатковим підтвердженням думки, що територія Східної Європи, і України в тому числі, є центром генетичного різноманіття гексаплоїдних видів рижію (Ghamkhar et al., 2010; Brock et al., 2020; Vlume et al., 2023, 2024a).

Надалі, використовуючи дані генотипування, отримані за допомогою SSR- та ТВР/сТВР-маркерів, ми провели філогенетичний аналіз за допомогою методу найбільшої правдоподібності (Maximum Likelihood — ML) (рис. 3). Загалом отримане дерево добре корелює з результатами популяційного аналізу, хоча деякі зразки (змішаного походження) можуть групуватись лише з однією з батьківських популяцій, через що топологія дерева може мати певні похибки. Рослини з pop1 (помаранчевий) утворюють достовірну монофілетичну групу з високою бутстреп-підтримкою (понад 50%), однак до цієї групи часто потрапляють зразки з

поліфілетичної групи pop3 (фіолетовий), котрі часто мають змішане походження. Представники pop2 (блакитні) групуються окремо, утворюючи чітку гілку, що добре узгоджується з їхньою значною диференціацією на PCA-діаграмі (рис. 2C). Незважаючи на чітку кластеризацію популяцій, деякі особини групуються разом із членами інших популяцій, що підтверджує їхнє змішане походження та вказує на наявність потоку генів між різними популяціями (рис. 2D). Отримана топологія також добре узгоджується зі значеннями генетичної дистанції між різними популяціями ( $F_{st}$ ), підтверджуючи те, що pop1 і pop3 більш тісно пов'язані, тоді як pop2 є найбільш відмінною генетичною групою серед трьох ідентифікованих популяцій.

З огляду на отримані дані можна припустити, що південна українська популяція (pop1) може бути вихідною батьківською, або предковою, популяцією для північно-західної української (pop2) та західноєвропейської (pop3) популяцій. Підтвердженням цього припущення може вважатися найвищий рівень генетичного різноманіття та гетерозиготності у pop1, а також мала генетична віддаленість цієї популяції від двох інших. У випадку, якщо pop2 та pop3 утворилися в результаті розселення окремих представників pop1, їхня знижена гетерозиготність може бути добре пояснена ефектом шийки пляшки (population bottleneck effect) або ефектом засновника (founder effect), оскільки в такому випадку предками pop2 та pop3 могли би бути лише невеликі групи рослин з pop1. Ця гіпотеза також добре узгоджується з висунутими раніше припущеннями щодо основних траєкторій розселення *S. microcarpa* з центру походження, яке найімовірніше відбувалося Євразійським степовим поясом, що є важливим міграційним коридором історичного розповсюдження великої кількості видів (Žerdoner Čalasan et al., 2019; Brock et al., 2022b; Vlume et al., 2023, 2024a). Північно-західна українська популяція (pop2) існує в основному поза межами Степової зони, в той час як західноєвропейська (pop3) зачіплює крайні точки Євразійського степового поясу. При цьому pop2 та pop3 є доволі сильно генетично віддаленими одна від одної, що також можна вважати підтвердженням їхнього незалежного походження, а також їхньої часткової ізоляції Карпатами як міграційним бар'єром. Цікавим також є факт, що інвазія *S. microcarpa* у Північній Америці





**Рис. 3.** Філогенетичне дерево досліджуваних зразків *Camelina microcarpa*, реконструйоване за допомогою методу найбільшої правдоподібності (Maximum Likelihood — ML) з бутстреп-підтримкою у 1000 ітерацій. Зразки забарвлені відповідно до їх популяційної приналежності. Назви зразків наведені у таблиці 1

**Fig. 3.** The phylogenetic tree of the studied *Camelina microcarpa* accessions, reconstructed using the Maximum Likelihood (ML) method with bootstrap support of 1000 iterations. The samples are colored according to their population identity. The names of the accessions correspond to those in Table 1

найвірогідніше відбулася саме представниками менш генетично різноманітної північно-західної української популяції, а також рослинами рижю дрібноплідного з Кавказу, котрі є представниками іншої хромосомної раси (цитотипу) *C. microcarpa* (Brock et al., 2020). Ці закономірності, найімовірніше, відбивають історичні особливості міграції сільськогосподарського населення Східної Європи (наприклад, українців

західної частини України) та Кавказу (наприклад, вірмен) до Північної Америки, здебільшого наприкінці XIX — на початку XX століть, та запозичення сільськогосподарських практик і насінного матеріалу з цих регіонів.

Донедавна *C. microcarpa* (у широкому розумінні) вважався виключно гексаплоїдним видом. Однак, нещодавно було описано три різні цитотипи, два з яких гексаплоїдні, а один



— тетраплоїдний з  $2n = 4x = 26$  хромосомами (Martin et al., 2017, 2019; Chaudhary et al., 2020). Останній наразі розглядається як потенційно окремий вид, '*C. intermedia*' nom. provis. (Mandáková, Lysak, 2022), який поки що офіційно не описаний відповідно до міжнародних номенклатурних вимог (*International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*: Turland et al., 2018). Згідно з актуальними дослідженнями, '*C. intermedia*' був виявлений лише у чотирьох локаціях: у Північній Монголії, Південному Сибіру, Північному Казахстані, а також як адвентивний (занесений) вид — у Канаді (Martin et al., 2017, 2019; Brock et al., 2022a; Mandáková, Lysak, 2022). Гексаплоїдні цитотипи *C. microcarpa* представлені двома хромосомними расами: Тип 1 —  $2n = 6x = 40$ , який вважається прямим неокультуреним предком *C. sativa*; і Тип 2 — дикий цитотип із кількістю хромосом  $2n = 6x = 38$  (Chaudhary et al., 2020; Brock et al., 2020, 2022a, 2022b; Blume et al., 2023). Вважається, що основний ареал розповсюдження *C. microcarpa* типу 1 здебільшого обмежений Кавказьким регіоном, однак повідомлялося про його трапляння в Україні та Північній Америці (Brock et al., 2020, 2022a, 2022b; Blume et al., 2024a). З іншого боку, *C. microcarpa* типу 2 є більш поширеним у всьому світі. Зокрема, було повідомлено про знахідки цього цитотипу у Східній, Центральній та Західній Європі (наприклад, в Україні, Німеччині, Польщі та Угорщині), в азійському регіоні, а також у Північній Америці (Chaudhary et al., 2020; Brock et al., 2020, 2022a, 2022b). Цитотип 2 *C. microcarpa* вважається найбільш поширеним і звичайним в Україні (Blume et al., 2024a). З'ясування точної цитотипової приналежності оригінального матеріалу (тобто, типу і синтипів) *C. microcarpa*, зібраного А. Анджейовським на території України (або, менш ймовірно, на прилеглий території Молдови), залишається актуальним питанням, котре могло б дозволити вирішити певні проблеми систематики і номенклатури роду *Camelina* (Mosyakin, Brock, 2021; Blume et al., 2023, 2024a).

Відомо, що два гексаплоїдних цитотипи *C. microcarpa* мають спільне цитоплазматичне походження (за материнською лінією), однак суттєво відрізняються за організацією геному: тип 1 має  $N^6N^7N^7$  геном, а тип 2 —  $N^6N^7N^6$  організацію геному (Brock et al., 2022a; Mandáková, Lysak, 2022; Blume et al., 2023). Вважається, що такі суттєві геномні відмінності обумовлюють

репродуктивну ізоляцію між цитотипами та унеможливають потік генів між дикими популяціями цих хромосомних рас (Chaudhary et al., 2020; Brock et al., 2020; Blume et al., 2023). Відповідно, однакова організація геномів та близька спорідненість *C. microcarpa* тип 1 та *C. sativa* обумовлюють їхню здатність до міжвидового схрещування з подальшим формування життєздатного та генетично стабільного потомства (Chaudhary et al., 2020; Brock et al., 2022a; Mandáková, Lysak, 2022; Blume et al., 2023). Тим не менш, *C. microcarpa* тип 2 розглядається також як потенційний донор генетичного різноманіття через вищу поліморфність цього цитотипу та ширший ареал, що дозволяє обирати більш генетично мінливі рослини для схрещування з *C. sativa* (Blume et al., 2023).

Основною проблемою, що обмежує ефективну селекцію й подальше широке впровадження *C. sativa* у сільське господарство, є низька генетична мінливість цього виду. Недостатня поліморфність культурного рижю стала результатом складної послідовності подій алополіплоїдії в ході видоутворення та одомашнення цього виду, що призвело до зниження генетичного різноманіття (вид принаймні тричі зазнавав ефекту шийки пляшки) (Manca et al., 2012; Singh et al., 2015; Luo et al., 2019; Mandáková et al., 2019; Blume et al., 2020, 2023). Недавні дослідження генетичних ресурсів *C. sativa* виявили надзвичайно низький рівень гетерозиготності у сортів та селекційних ліній, що стало результатом описаних еволюційних процесів (Brock et al., 2024). Саме тому інтрогресія генів від диких родичів цього виду, таких як *C. microcarpa*, є одним з найбільш перспективних підходів для удосконалення культурного рижю (Séguin-Swartz et al., 2013; Tepfer et al., 2020; Zhang, Auer, 2020; Blume et al., 2023; Chaudhary et al., 2023b). Як альтернативний підхід розглядається можливість створення синтетичного алогексаплоїдного рижю з геномом, подібним до *C. sativa*. Такий гібрид потенційно може бути створений з використанням тетраплоїдного '*C. intermedia*' та диплоїдного *C. hispida* (Mandáková et al., 2019; Blume et al., 2023).

Оцінка структури популяції та генетичного різноманіття диких популяцій *C. microcarpa* покращує розуміння еволюції представників роду *Camelina*, а також надає цінну інформацію для ефективного використання генетичних ресурсів рижю дрібноплідного у селекції *C. sativa*.

Оскільки відмінності в організації геномів цитотипів *C. microcarpa* є основною перешкодою для міжвидової гібридизації цього виду з *C. sativa*, майбутні дослідження можуть бути зосереджені на з'ясуванні генетичних механізмів міжвидової несумісності (Blume et al., 2023; Chaudhary et al., 2023b). Секвенування геномів різних цитотипів *C. microcarpa* могло б також покращити розуміння еволюції даного виду та меж його генетичної мінливості (Martin et al.; 2022; Chaudhary et al., 2023a; Wang et al., 2024). Крім того, у диких популяціях можуть міститись цікаві з точки зору селекційного використання генетичні або фенотипічні варіанти *C. microcarpa*, котрі можна було б використати для привнесення цінних ознак, таких як стійкість до абіотичних стресів, унікальний склад олії насіння або запасних білків у насінні (Blume et al., 2023, 2024c). Асоціація таких ознак зі специфічними молекулярними маркерами також могла б значно підвищити ефективність селекції *C. sativa* шляхом інтрогресії генів інтересу від *C. microcarpa*.

## Подяки

Автори статті висловлюють подяку Наталії Миколаївні Шиян та Алісі Веніамінівні Шуміловій (Національний гербарій України — KW:

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ, Україна) за їхню надзвичайно велику допомогу в гербарному пошуку та наданні важливої інформації про зразки з колекцій KW.

Дослідження проведені в рамках проекту для дослідницьких груп молодих вчених НАН України "Генетичне різноманіття та популяційно-генетична структура рижію дрібноплідного в українській частині його центру походження" (2022–2023) (Державний реєстраційний № 0122U002196), а також в рамках проекту "Unraveling the diversity of polyploid wild *Camelina* germplasm for biofuel crop improvement" програми EURIZON, яка фінансується в рамках Horizon 2020 за грантовою угодою № 871072 (Грантова угода УНТЦ — EU#3044) (2024–2025).

## ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

## ORCID

V.H. Sakharova: <https://orcid.org/0000-0002-7335-8252>

R.Y. Blume: <https://orcid.org/0000-0003-4936-1803>

A.M. Rabokon: <https://orcid.org/0000-0002-6249-1824>

S.L. Mosyakin: <https://orcid.org/0000-0002-3570-3190>

Y.B. Blume: <https://orcid.org/0000-0001-7078-7548>

## СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Benbouza H., Jacquemin J.M., Baudoin J.P., Mergeai G. 2006. Optimization of a reliable, fast, cheap and sensitive silver staining method to detect SSR markers in polyacrylamide gels. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 10(2): 77–81.
- Berti M., Gesch R., Eynck C., Anderson J., Cermak S. 2016. Camelina uses, genetics, genomics, production, and management. *Industrial Crops and Products*, 94: 690–710. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.09.034>
- Blume R.Y., Rabokon A.N., Postovitova A.S., Demkovich A.Y., Pirko Y.V., Yemets A.I., Rakhmetov D.B., Blume Y.B. 2020. Evaluating diversity and breeding perspectives of Ukrainian spring camelina genotypes. *Cytology and Genetics*, 54(5): 420–436. <https://doi.org/10.3103/S0095452720050084>
- Blume R.Y., Rakhmetov D.B., Blume Y.B. 2022. Evaluation of Ukrainian *Camelina sativa* germplasm productivity and analysis of its amenability for efficient biodiesel production. *Industrial Crops and Products*, 187B: 115477. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2022.115477>
- Blume R.Y., Kalendar R.N., Guo L., Cahoon E.B., Blume Y.B. 2023. Overcoming genetic paucity of *Camelina sativa*: possibilities for interspecific hybridization conditioned by the genus evolution pathway. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1259431. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1259431>
- Blume R.Y., Sakharova V.H., Rabokon A.M., Shumilova A.V., Shiyani N.M., Mosyakin S.L., Blume Y.B. 2024a. Distribution and infraspecific diversity of little-pod false flax (*Camelina microcarpa*, Brassicaceae) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(1): 52–62. [Блюм Р.Я., Сахарова В.Г., Рабоконе А.М., Шумілова А.В., Шиян Н.М., Мосякин С.Л., Блюм Я.Б. 2024а. Поширення та морфологічне різноманіття рижію дрібноплідного (*Camelina microcarpa*, Brassicaceae) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 81(1): 52–62.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.01.052>
- Blume R.Y., Rabokon A.M., Pydiura M., Yemets A.I., Pirko Y.V., Blume Y.B. 2024b. Genome-wide identification and evolution of the tubulin gene family in *Camelina sativa*. *BMC Genomics*, 25: 599. <https://doi.org/10.1186/s12864-024-10503-y>
- Blume R.Y., Hotsuliak V.Y., Nazarens T.J., Cahoon E.B., Blume Y.B. 2024c. Genome-wide identification and diversity of *FAD2*, *FAD3* and *FAE1* genes in terms of biotechnological importance in *Camelina* species. *BMC Biotechnology*, 24: 107. <https://doi.org/10.1186/s12896-024-00936-4>

- Bog M., Braglia L., Morello L., Noboa Melo K.I., Schubert I., Shchepin O.N., Sree K.S., Xu S., Lam E., Appenroth K.J. 2022. Strategies for intraspecific genotyping of duckweed: comparison of five orthogonal methods applied to the giant duckweed *Spirodela polyrrhiza*. *Plants*, 11: 3033. <https://doi.org/10.3390/plants11223033>
- Braglia L., Gavazzi F., Giani S., Morello L., Breviario D. 2023. Tubulin-Based Polymorphism (TBP) in plant genotyping. *Plant Genotyping: Methods in Molecular Biology*, 2638: 387–401. [https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3024-2\\_28](https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3024-2_28)
- Brock J.R., Dönmez A.A., Beilstein M.A., Olsen K.M. 2018. Phylogenetics of *Camelina* Crantz (*Brassicaceae*) and insights on the origin of gold-of-pleasure (*Camelina sativa*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127: 834–842. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.06.031>
- Brock J.R., Mandáková T., Lysak M.A., Al-Shehbaz I.A. 2019. *Camelina neglecta* (*Brassicaceae*, *Camelineae*), a new diploid species from Europe. *PhytoKeys*, 115: 51–57. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.115.31704>
- Brock J.R., Scott T., Lee A.Y., Mosyakin S.L., Olsen K.M. 2020. Interactions between genetics and environment shape *Camelina* seed oil composition. *BMC Plant Biology*, 20: 423. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02641-8>
- Brock J.R., Mandáková T., McKain M., Lysak M.A., Olsen K.M. 2022a. Chloroplast phylogenomics in *Camelina* (*Brassicaceae*) reveals multiple origins of polyploid species and the maternal lineage of *C. sativa*. *Horticulture Research*, 9: uhab050. <https://doi.org/10.1093/hortre/uhab050>
- Brock J.R., Ritchey M.M., Olsen K.M. 2022b. Molecular and archaeological evidence on the geographical origin of domestication for *Camelina sativa*. *American Journal of Botany*, 109(7): 1177–1190. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16027>
- Brock J.R., Bird K.A., Platts A.E., Gomez-Cano F., Gupta S.K., Palos K., Railey C.E., Teresi S.J., Lee Y.S., Magallanes-Lundback M., Pawlowski E.G., Nelson A.D.L., Grotewold E., Edger P.P. 2024. Exploring genetic diversity, population structure, and subgenome differences in the allopolyploid *Camelina sativa*: implications for future breeding and research studies. *Horticulture Research*, 11(11): uhae247. <https://doi.org/10.1093/hr/uhae247>
- Chaudhary R., Koh C.S., Kagale S., Tang L., Wu S.W., Lv Z., Mason A.S., Sharpe A.G., Diederichsen A., Parkin I.A.P. 2020. Assessing diversity in the *Camelina* genus provides insights into the genome structure of *Camelina sativa*. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 10(4): 1297–1308. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400957>
- Chaudhary R., Koh C.S., Perumal S., Jin L., Higgins E.E., Kagale S., Smith M.A., Sharpe A.G., Parkin I.A.P. 2023a. Sequencing of *Camelina neglecta*, a diploid progenitor of the hexaploid oilseed *Camelina sativa*. *Plant Biotechnology Journal*, 21: 521–535. <https://doi.org/10.1111/pbi.13968>
- Chaudhary R., Higgins E.E., Eynck C., Sharpe A.G., Parkin I.A.P. 2023b. Mapping QTL for vernalization requirement identified adaptive divergence of the candidate gene *Flowering Locus C* in polyploid *Camelina sativa*. *Plant Genome*, 16: e20397. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20397>
- Costa C.M., Roberts R.P. 2014. Techniques for improving the quality and quantity of DNA extracted from herbarium specimens. *Phytoneuron*, 2014-48: 1–8. Available at: <https://www.phytoneuron.net/2014Phytoneuron/48PhytoN-DNAextraction.pdf>
- de Meeûs T., Goudet J. 2007. A step-by-step tutorial to use HierFstat to analyse populations hierarchically structured at multiple levels. *Infection, Genetics and Evolution*, 7(6): 731–735. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2007.07.005>
- Drábková L., Kirschner J., Vlček Č. 2012. Comparison of seven DNA extraction and amplification protocols in historical herbarium specimens of *Juncaceae*. *Plant Molecular Biology Reporter*, 20(2): 161–175. <https://doi.org/10.1007/BF02799431>
- Eliáš P., Dítě D., Hajnalová M., Eliašová M. 2014. Current occurrence of rare weed *Camelina rumelica* (Čelak.) Velen. in Slovakia. *Thaiszia*, 24(2): 101–109. [https://ibot.sav.sk/user/Dano/docs/THAIZSIA\\_2014\\_Cameilna\\_rumelica\\_Slovakia.pdf](https://ibot.sav.sk/user/Dano/docs/THAIZSIA_2014_Cameilna_rumelica_Slovakia.pdf)
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8): 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
- Faure J.D., Tepfer M. 2016. *Camelina*, a Swiss knife for plant lipid biotechnology. *Oilseeds and Fats, Crops and Lipids*, 23(5): D503. <https://doi.org/10.1051/oc/2016023>
- Galasso I., Manca A., Braglia L., Ponzoni E., Breviario D. 2015. Genomic fingerprinting of *Camelina* species using cTBP as molecular marker. *American Journal of Plant Sciences*, 6: 1184–1200. <https://doi.org/10.4236/ajps.2015.68122>
- Ghamkhar K., Croser J., Aryamanesh N., Campbell M., Kon'kova N., Francis C. 2010. *Camelina* (*Camelina sativa* (L.) Crantz) as an alternative oilseed: molecular and ecogeographic analyses. *Genome*, 53(7): 558–567. <https://doi.org/10.1139/g10-034>
- Ghidoli M., Ponzoni E., Araniti F., Miglio D., Pilu R. 2023. Genetic improvement of *Camelina sativa* (L.) Crantz: Opportunities and challenges. *Plants*, 12: 570. <https://doi.org/10.3390/plants12030570>
- Hoang D.T., Chernomor O., von Haeseler A., Minhnan B.Q., Vinh L.S. 2018. UFBoot2: Improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular Biology and Evolution*, 35(2): 518–522. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx281>
- Hryhoriv Y., Lyshenko M., Butenko A., Nechyporenko V., Makarova V., Mikulina M., Bahorka M., Tymchuk D.S., Samoshkina I., Torianyk I. 2023. Competitiveness and advantages of *Camelina sativa* on the market of oil crops. *Ecological Engineering & Environmental Technology*, 24(4): 97–103. <https://doi.org/10.12912/27197050/161956>
- Hubisz M.J., Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources*, 9(5): 1322–1332. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02591.x>
- Ilijnska A.P., Didukh Ya.P., Burda R.I., Korotchenko I.A. 2007. *Ecoflora of Ukraine*. Vol. 5. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, 584 pp. [Лїнська А.П., Дідух Я.П., Бурда Р.І., Коротченко І.А. 2007. *Екофлора України*. Т. 5. Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 584 с.]



- Jombart T., Ahmed I. 2011. *adeigenet 1.3-1*: new tools for the analysis of genome-wide SNP data. *Bioinformatics*, 21: 3070–3071. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr521>
- Kagale S., Koh C., Nixon J., Bollina V., Clarke W.E., Tuteja R., Spillane C., Robinson S.J., Links M.G., Clarke C., Higgins E.E., Huebert T., Sharpe A.G., Parkin I.A.P. 2014. The emerging biofuel crop *Camelina sativa* retains a highly undifferentiated hexaploid genome structure. *Nature Communications*, 5: 3706. <https://doi.org/10.1038/ncomms4706>
- Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K.F., von Haeseler A., Jermini L.S. 2017. ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, 14: 587–589. <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>
- Komarova I.B., Rozhkovan V.V. 2020. *False flax: breeding, seed production, cultivation and utilization*. Kyiv: Agrarna Nauka, 96 pp. [Комарова І.Б., Рожкован В.В. 2020. *Рижій ярій: селекція, насінництво, вирощування і використання*. Київ: Аграрна наука, 96 с.]
- Koniakin S.M., Burda R.I., Budzhak V.V. 2023. The alien flora of the Kyiv Urban Area, 2003–2022: Prelude notes. *Chornomorski Botanical Journal*, 19(2): 200–225. [Конякін С.М., Бурда Р.І., Буджак В.В. 2023. Чужорідні види в урбанофлорі Київської міської агломерації, 2003–2022 роки: попередні нотатки. *Чорноморський ботанічний журнал*, 19(2): 200–225.] <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-4>
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N.A., Mayrose I. 2015. CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across *K*. *Molecular Ecology Resources*, 15: 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
- Letunic I., Bork P. 2024. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool. *Nucleic Acids Research*, 52(W1): W78–W82. <https://doi.org/10.1093/nar/gkac268>
- Li Y.-L., Liu J.-X. 2018. StructureSelector: A web-based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Molecular Ecology Resources*, 18: 176–177. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12719>
- Luo Z., Brock J., Dyer J.M., Kutchan T., Schachtman D., Augustin M., Ge Y., Fahlgren N., Abdel-Haleem H. 2019. Genetic diversity and population structure of a *Camelina sativa* spring panel. *Frontiers in Plant Science*, 10: 184. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00184>
- Lykhochvor V., Petrychenko V., Andrushko O., Lykhochvor D. 2024. Flax and false flax as important sources of essential omega-3 fatty acids. *Bulletin of Lviv National Environmental University. Series Agronomy*, (28): 78–83. [Лихочвор В., Петриченко В., Андрушко О., Лихочвор Д. 2024. Рижій і льон як важливе джерело дефіцитної омега-3 жирної кислоти. *Вісник Львівського національного університету природокористування. Серія Агронімія*, (28): 78–83.] <https://doi.org/10.31734/agronomy2024.28.078>
- Lykholat Y.V., Rabokon A.M., Blume R.Ya., Khromykh N.O., Didur O.O., Sakharova V.H., Kabara A.M., Pirkov Ya.V., Blume Ya.B. 2022. Characterization of  $\beta$ -tubulin genes in *Prunus persica* and *Prunus dulcis* for fingerprinting of their interspecific hybrids. *Cytology and Genetics*, 56(6): 481–493. <https://doi.org/10.3103/S009545272206007X>
- Manca A., Pecchia P., Mapelli S., Masella P., Galasso I. 2012. Evaluation of genetic diversity in a *Camelina sativa* (L.) Crantz collection using microsatellite markers and biochemical traits. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 60: 1223–1226. <https://doi.org/10.1007/s10722-012-9913-8>
- Mandáková T., Lysak M.A. 2022. The identification of the missing maternal genome of the allohexaploid camelina (*Camelina sativa*). *Plant Journal*, 112: 622–629. <https://doi.org/10.1111/tpj.15931>
- Mandáková T., Pouch M., Brock J.R., Al-Shehbaz I.A., Lysak M.A. 2019. Origin and evolution of diploid and allopolyploid *Camelina* genomes were accompanied by chromosome shattering. *Plant Cell*, 31(11): 2596–2612. <https://doi.org/10.1105/tpc.19.00366>
- Martin S.L., Smith T.W., James T., Shalabi F., Kron P., Sauder C.A. 2017. An update to the Canadian range, abundance, and ploidy of *Camelina* spp. (*Brassicaceae*) east of the Rocky Mountains. *Botany*, 95(4): 405–417. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0070>
- Martin S.L., Lujan-Toro B.E., Sauder C.A., James T., Ohadi S., Hall L.M. 2019. Hybridization rate and hybrid fitness for *Camelina microcarpa* Andr. ex DC. (♀) and *Camelina sativa* (L.) Crantz. *Evolutionary Applications*, 12: 443–455. <https://doi.org/10.1111/eva.12724>
- Martin S.L., Lujan Toro B., James T., Sauder C.A., Laforest M. 2022. Insights from the genomes of 4 diploid *Camelina* spp. G3: *Genes, Genomes, Genetics*, 12(12): jkac182. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkac182>
- Mosyakin S.L., Brock J.R. 2021. On the proper type designation for *Camelina microcarpa*, a wild relative and possible progenitor of the crop species *C. sativa* (*Brassicaceae*). *Candollea*, 76(1): 55–63. <https://doi.org/10.15553/c2021v761a4>
- Mosyakin S.L., Mosyakin A.S. 2021. Lockdown botany 2020: some noteworthy records of alien plants in Kyiv City and Kyiv Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(2): 96–111. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.02.096>
- Mupondwa E., Li X., Tabil L., Falk K., Gugel R. 2016. Technoeconomic analysis of camelina oil extraction as feedstock for biojet fuel in the Canadian Prairies. *Biomass Bioenergy*, 95: 221–234. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2016.10.014>
- Nguyen H.T., Silva J.E., Podicheti R., Macrander J., Yang W., Nazarens T.J., Nam J.-W., Jaworski, J.G., Lu C., Scheffler B.E., Mockaitis K., Cahoon E.B. 2013. *Camelina* seed transcriptome: a tool for meal and oil improvement and translational research. *Plant Biotechnology Journal*, 11: 759–769. <https://doi.org/10.1111/pbi.12068>
- Nguyen L.-T., Schmidt H.A., von Haeseler A., Minh B.Q. 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1): 268–74. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>



- Puechmaile S.J. 2016. The program STRUCTURE does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: subsampling and new estimators alleviate the problem. *Molecular Ecology Resources*, 16: 608–627. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12512>
- Rabokon A.M. 2021. Intron length polymorphism of tubulin genes as an effective tool for genetic plant differentiation. *Visnyk of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 10: 30–35. [Рабокoнь А.М. 2021. Поліморфізм довжини інтронів генів тубуліну як ефективний інструмент генетичної диференціації рослин. *Вісник Національної академії наук України*, 10: 30–35.] <https://doi.org/10.15407/visn2021.10.030>
- Rabokon A.M., Blume R.Y., Sakharova V.G., Chopei M.I., Afanasieva K.S., Yemets A.I., Rakhmetov D.B., Pirko Y.V., Blume Y.B. 2023. Genotyping of interspecific *Brassica rapa* hybrids implying  $\beta$ -tubulin gene intron length polymorphism (TBP/сTBP) assessment. *Cytology and Genetics*, 57(6): 538–549. <https://doi.org/10.3103/S0095452723060075>
- Raj A., Stephens M., Pritchard J.K. 2014. fastSTRUCTURE: Variational inference of population structure in large SNP data sets. *Genetics*, 197(2): 573–589. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.164350>
- Rakhmetov D.B., Blume Ya.B., Yemets A.I., Boychuk Yu.N., Andrushchenko O.L., Verhun O.M., Rakhmetova S.O. 2014. *Camelina sativa* (L.) Crantz — valuable oil plant. *Plant Introduction*, 2(62): 50–58. [Рахметов Д.Б., Блюм Я.Б., Ємець А.І., Бойчук Ю.М., Андрущенко О.Л., Вергун О.М., Рахметова С.О. 2014. *Camelina sativa* (L.) Crantz — цінна олійна рослина. *Інтродукція рослин*, 2(62): 50–58.] <https://doi.org/10.5281/zenodo.1494320>
- Sakharova V.H., Blume R.Ya., Rabokon A.N., Pirko Ya.V., Mosyakin S.L., Blume Ya.B. 2022. Comparison of methods of DNA extraction from herbarium specimens of little-pod false flax (*Camelina microcarpa* Andr. ex DC.). *Faktory eksperimental'noyi evoliutsii organizmiv*, 30: 82–86. [Сахарова В.Г., Блюм Р.Я., Рабокoнь А.М., Пірко Я.В., Мосякін С.Л., Блюм Я.Б. 2022. Порівняння методів виділення ДНК із гербарних зразків рижю дрібноплідного (*Camelina microcarpa* Andr. ex DC.). *Фактори експериментальної еволюції організмів*, 30: 82–86.] <https://doi.org/10.7124/FEEO.v30.1457>
- Sakharova V.H., Blume R.Ya., Rabokon A.N., Pirko Ya.V., Blume Ya.B. 2023. Efficiency of genetic diversity assessment of little-pod false flax (*Camelina microcarpa* Andr. ex DC.) in Ukraine using SSR- and TBP-marker systems. *Reports of National Academy of Sciences of Ukraine*, 4: 85–94. [Сахарова В.Г., Блюм Р.Я., Рабокoнь А.М., Пірко Я.В., Блюм Я.Б. 2023. Ефективність оцінки генетичної різноманітності рижю дрібноплідного (*Camelina microcarpa* Andr. ex DC.) в Україні за допомогою SSR- та TBP-маркерів. *Доповіді Національної академії наук України*, 4: 85–94.] <https://doi.org/10.15407/dopovidi2023.04.085>
- Séguin-Swartz G., Nettleton J.A., Sauder C., Warwick S.I., Gugel R.K. 2013. Hybridization between *Camelina sativa* (L.) Crantz (false flax) and North American *Camelina* species. *Plant Breeding*, 132: 390–396. <https://doi.org/10.1111/pbr.12067>
- Shynder O.I., Davydov D.A., Olshanskyi I.G., Levon A.F., Nesyn Yu.D. 2024. New floristic records in Kyiv City and its environs. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(2): 100–144. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.02.100>
- Singh R., Bollina V., Higgins E.E., Clarke W.E., Eynck C., Sidebottom C., Gugel R., Snowdon R., Parkin I.A. 2015. Single-nucleotide polymorphism identification and genotyping in *Camelina sativa*. *Molecular Breeding*, 35(1): 35. <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0224-6>
- Tepper M., Hurel A., Tellier F., Jenczewski E. 2020. Evaluation of the progeny produced by interspecific hybridization between *Camelina sativa* and *C. microcarpa*. *Annals of Botany*, 125(6): 993–1002. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa026>
- Thiers B. 2009–onward. *Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed 27 March 2025).
- Trifinopoulos J., Nguyen L.T., von Haeseler A., Minh B.Q. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*, 44(W1): W232–W235. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) 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>
- Vollmann J., Eynck C. 2015. *Camelina* as a sustainable oilseed crop: Contributions of plant breeding and genetic engineering. *Biotechnology Journal*, 10: 525–535. <https://doi.org/10.1002/biot.201400200>
- Wang S., Blume R.Y., Zhou Z.-W., Lu S., Nazarenus T.J., Blume Y.B., Xie W., Cahoon E.B., Chen L.-L., Guo L. 2024. Chromosome-level assembly and analysis of *Camelina neglecta* — a novel diploid model for camelina biotechnology research. *Biotechnology for Biofuels and Bioproducts*, 17: 17. <https://doi.org/10.1186/s13068-024-02466-9>
- Yakovleva-Nosar S., Lyakh V. 2018. Variability of some productivity traits under the condition of different density of sowing at the false flax (*Camelina sativa* (L.) Crantz). *Cruciferae Newsletter*, 37: 3–5.
- Yemets A., Radchuk V., Bayer O., Bayer G., Pakhomov A., Baird V., Blume Ya. 2008. Development of transformation vectors based upon a modified plant  $\alpha$ -tubulin gene as the selectable marker. *Cell Biology International*, 32(5): 566–570. <https://doi.org/10.1016/j.cellbi.2007.11.012>
- Zanetti F., Alberghini B., Jeromela A.M., Grahovac N., Rajkovic D., Kiproviski B., Monti A. 2021. *Camelina*, an ancient oilseed crop actively contributing to the rural renaissance in Europe. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 41: 2. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00663-y>

- Žerdoner Čalasan A., Seregin A.P., Hurka H., Hofford N.P., Neuffer B. 2019. The Eurasian steppe belt in time and space: Phylogeny and historical biogeography of the false flax (*Camelina* Crantz, *Camelineae*, *Brassicaceae*). *Flora*, 260: 151477. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.151477>
- Zhang C.J., Auer C. 2020. Hybridization between *Camelina sativa* (L.) Crantz and common *Brassica* weeds. *Industrial Crops and Products*, 147: 112240. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112240>

**Exploring the genetic diversity and population structure of little-pod false flax (*Camelina microcarpa*: *Brassicaceae*) in Ukraine**

V.H. SAKHAROVA<sup>1</sup>, R.Y. BLUME<sup>1</sup>, A.M. RABOKON<sup>1</sup>,  
S.L. MOSYAKIN<sup>2</sup>, Y.B. BLUME<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Food Biotechnology and Genomics, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2a Baidy-Vyshnevetskoho Str., Kyiv 04123, Ukraine

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

**Abstract.** Taxa of the genus *Camelina* faced numerous hybridization and allopolyploidy events during their evolutionary history. Little-pod false flax, *C. microcarpa*, a direct wild progenitor of the cultivated oilseed crop *C. sativa*, is one of the most widespread representatives of the genus. Due to several genetic bottleneck events and subsequent domestication, *C. sativa* now exhibits low genetic diversity, which significantly complicates its breeding. *Camelina microcarpa* wild germplasm seems to be a valuable pool of genetic diversity that could be effectively used for gene introgression in *C. sativa* and overcoming its genetic paucity. However, the genetic diversity and population structure of *C. microcarpa* remain insufficiently understood, particularly in Ukraine, which is considered among *Camelina*'s genetic diversity hotspots. Here, we used a combination of TBP/cTBP and SSR markers to assess the genetic diversity and population structure of *C. microcarpa* in Ukraine and partially in adjacent Western European regions. Three distinct genetic populations have been identified: Southern Ukrainian (predominantly occurring in the Steppe zone), Northwestern Ukrainian (occurring in the Forest-Steppe zone and Pre-carpathian region, particularly in Lviv Region), and Western European (Poland, Hungary, Germany). Our findings suggest that the Southern Ukrainian population exhibits the highest genetic diversity, possibly representing an ancestral gene pool, while the Northwestern Ukrainian and Western European populations demonstrate evidence of a high gene flow with the Southern Ukrainian population of *C. microcarpa*. Our phylogenetic analysis confirmed strong differentiation of these three populations, while the population structure analysis further indicated a high rate of admixtures between the populations. These findings enhance our understanding of the evolutionary relationships and geographic distribution of *C. microcarpa*. The observed high heterozygosity and complex population structure highlight the potential of *C. microcarpa* (especially the Southern Ukrainian population) to be used as a germplasm donor for *C. sativa* breeding programs. Our study provides new insights into hexaploid *Camelina* species evolution and genetic diversity, establishing foundations for future development of wild germplasm utilization strategies and cultivated false flax breeding improvement.

**Keywords:** *Brassicaceae*, *Camelina microcarpa*, crop wild relatives, distribution, little-pod false flax, oilseed crop, Ukraine