

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

BUKRAINIAN
BOTANICAL
JOURNAL



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

2025 Vol. 82
No. 2 (487)

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. DUBYNIA (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

Front cover: *Dysphania incisa* (Poir.) Sandoval-Ortega & Zumaya-Mendoza, comb. nov., Barranca Juan Francisco, municipio San José de Gracia, Aguascalientes, México, 22 November 2012 (see the article by Sandoval-Ortega & Zumaya-Mendoza on pages 81–89 in this issue).

Photo by © Manuel Higinio Sandoval-Ortega

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

На обкладинці: *Dysphania incisa* (Poir.) Sandoval-Ortega & Zumaya-Mendoza, comb. nov., ущелина Хуана Франсиска, муніципалітет Сан-Хосе-де-Грасія, штат Агуаскалієнтес, Мексика, 22.11.2012 (див. статтю Сандоваль-Ортега, Сумая-Мендоса на стор. 81–89 у цьому номері).

Фото © Мануель Ігініо Сандоваль-Ортега



CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

- SANDOVAL-ORTEGA M.H., ZUMAYA-MENDOZA S. Type designations for three names applicable to Mexican species of *Dysphania* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.), and a new combination 81

Fungi and Fungi-like Organisms

- KILADZE E., WOJCIECHOWSKI T., BRYLA D.R., BITSADZE N. No short-term benefits of inoculation with ericoid mycorrhizal fungi for highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*: *Ericaceae*) cultivated under controlled conditions in rhizotrons 90

Red Data Book of Ukraine

- KOBIV Y., DANYLYK I. Distribution and conservation status of *Ligularia sibirica* (*Asteraceae*) in Europe, with special reference to Ukraine 98

Fungi and Fungi-like Organisms

- TYKHONENKO Yu.Ya. Species of the genus *Phragmidium* (*Pucciniales*) as parasites of brambles (*Rubus*: *Rosaceae*) in Ukraine 115

ЗМІСТ

Систематика, флористика, географія рослин

- САНДОВАЛЬ-ОРТЕГА М.І., СУМАЯ-МЕНДОСА С. Типіфікація трьох назв, які стосуються мексиканських видів роду *Dysphania* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.), з новою номенклатурною комбінацією 81

Гриби і грибоподібні організми

- КІЛАДЗЕ Е., ВОЙЦЕХОВСЬКІ Т., БРАЙЛА Д.Р., БІЦАДЗЕ Н. Інокуляція лохини високорослої (*Vaccinium corymbosum*: *Ericaceae*) ерикоїдними мікоризними грибами за короткий термін культивування в контрольованих умовах у ризотронах не дає переваг 90

Червона книга України

- КОБІВ Ю., ДАНИЛИК І. Поширення та охоронний статус *Ligularia sibirica* (*Asteraceae*) в Європі з особливою увагою щодо України 98

Гриби і грибоподібні організми

- ТИХОНЕНКО Ю.Я. Види роду *Phragmidium* (*Pucciniales*) — паразити ожин (*Rubus*: *Rosaceae*) в Україні 115

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

TARABAN D.A., KARPETS Yu.V., YASTREB T.O.,
LUGOVA A.A., PYSARENKO V.M.,
KOLUPAEV Yu.E. Effect of melatonin priming on
seed germination, carbohydrate metabolism, and
antioxidant system in *Triticum aestivum* (Poaceae)
under drought and salt stress 128

Cell Biology and Molecular Biology

SAKHAROVA V.H., BLUME R.Y., RABOKON A.M.,
MOSYAKIN S.L., BLUME Y.B. Exploring the
genetic diversity and population structure of little-
pod false flax (*Camelina microcarpa*: Brassicaceae)
in Ukraine 144

Floristic Records

ANDRIK E.J., SHYNDER O.I., SHEVERA M.V.
Sedum sarmentosum (Crassulaceae) in the Ukrainian
flora 162

Biotechnology, Physiology and Biochemistry

PYSMENNA Yu.M., PANYUTA O.O., BELAVA
V.N., OLKHOVYCH O.P., TARAN N.Yu. Effect of
pre-sowing treatment with silver and copper nano-
particles on the lectin dependent adaptive reactions
of *Triticum aestivum* (Poaceae) to the eyespot
causal agent *Oculimacula yallundae* (Helotiales,
Ascomycota) 171

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

ТАРАБАН Д.А., КАРПЕЦЬ Ю.В., ЯСТРЕБ Т.О.,
ЛУГОВА Г.А., ПИСАРЕНКО В.М.,
КОЛУПАЄВ Ю.Є. Вплив праймінгу мелатоніном
на проростання зернівок, метаболізм вуглеводів і
стан антиоксидантної системи у *Triticum aestivum*
(Poaceae) за умов посухи та сольового стресу 128

Клітинна та молекулярна біологія

САХАРОВА В.Г., БЛЮМ Р.Я., РАБОКОНЬ А.М.,
МОСЯКІН С.Л., БЛЮМ Я.Б. Дослідження
генетичного різноманіття та популяційної
структури рижію дрібноплідного (*Camelina micro-*
carpa: Brassicaceae) в Україні 144

Флористичні знахідки

АНДРИК Є.Й., ШИНДЕР О.І., ШЕВЕРА М.В.
Sedum sarmentosum (Crassulaceae) у флорі
України 162

Біотехнологія, фізіологія, біохімія

ПИСЬМЕННА Ю.М., ПАНЮТА О.О.,
БЕЛАВА В.Н., ОЛЬХОВИЧ О.П., ТАРАН Н.Ю.
Вплив передпосівної обробки наночастинками
срібла та міді на лектин-залежні адаптивні реакції
Triticum aestivum (Poaceae) до збудника очкової
плямистості *Oculimacula yallundae* (Helotiales,
Ascomycota) 171

Approved by the Academic Council of the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine
(Resolution No. 4 of 15 April 2025)

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 01.05.2025. Format 84 × 108/16. Typeface. Minion Pro
Conventional printed sheets 11,24. Physical printed sheets 13,37. Circulation 102 copies. Order no. 7655

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/ukrbotj82.02.081>

RESEARCH ARTICLE

Type designations for three names applicable to Mexican species of *Dysphania* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.), and a new combination

Manuel Higinio SANDOVAL-ORTEGA ¹ , Silvia ZUMAYA-MENDOZA ^{2,*} 

¹ Universidad de Sonora, DICTUS, Herbario USON, Niños Héroes, entre Rosales y Pino Suárez, Col. Centro, Hermosillo, Sonora C.P. 83000, México

² Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Ciudad de México, C.P. 04510, México

* Author for correspondence: szumaya@ciencias.unam.mx

Abstract. The names *Ambrina dissecta*, *Chenopodium incisum*, and *Chenopodium stellatum* are taxonomically assessed and their lectotypes are designated, the specimens preserved at P and GH. These three names refer to species currently placed in the genus *Dysphania*, but no formal combination was published for the species earlier known as *Chenopodium incisum*. Consequently, we here propose the new nomenclatural combination: *Dysphania incisa* (Poir.) Sandoval-Ortega & Zumaya-Mendoza, comb. nov. (based on *Chenopodium incisum* Poir.).

Keywords: *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Dysphania*, epazote, herbarium, lectotype, Mexico, nomenclature

Introduction

Species of the tribe *Dysphanieae* Pax (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) have a rather wide distribution in warm temperate to tropical regions of all continents, excluding Antarctica. They are especially well represented in the subtropics and

tropical mountainous deserts. Currently, the tribe is represented by four genera: *Dysphania* R. Br. (incl. *Cycloloma* Moq.), *Neomonolepis* Sukhor., *Suckleya* A. Gray, and *Teloxys* Moq. (see Uotila et al., 2021). *Dysphania*, the largest, most widespread and diverse genus in the tribe, includes ca. 50 species, with the greatest species diversity in Australia and South

ARTICLE HISTORY. Submitted 05 February 2025. Revised 26 March 2025. Published 14 April 2025

CITATION. Sandoval-Ortega M.H., Zumaya-Mendoza S. 2025. Type designations for three names applicable to Mexican species of *Dysphania* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.), and a new combination. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(2): 81–89. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.081>

© 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/>)

America (see an overview in Uotila et al., 2021, and references therein).

In Mexico, a total of eight *Dysphania* species are reported of which seven are considered native [*Dysphania ambrosioides* (L.) Mosyakin & Clemants, *D. anthelmintica* (L.) Mosyakin & Clemants, *D. atriplicifolia* (Spreng.) G. Kadereit, Sukhor. & Uotila, *D. botrys* (L.) Mosyakin & Clemants, *D. dissecta* (Moq.) Mosyakin & Clemants, *D. stellata* (S. Watson) Mosyakin & Clemants, and the species that until recently was reported mostly as *D. graveolens* (with the authorship cited as either “(Willd.) Mosyakin & Clemants” or “(Lag. & Rodr.) Mosyakin & Clemants”) (see, e.g. Clemants, Mosyakin, 2002; Villaseñor, 2016, Sandoval Ortega et al., 2017; Mosyakin, 2021; POWO, 2025] and one alien [*D. carinata* (R. Br.) Mosyakin & Clemants, native to Australia] (Sandoval Ortega et al., 2017).

In the country, some species of *Dysphania* are part of the folk traditions and diet of people, like *D. ambrosioides* (known as “epazote”) consumed as condiment and used as medicinal, and *D. graveolens* (known as “epazote de zorrillo”) also used as medicinal (Sandoval-Ortega, Siqueiros-Delgado, 2019; Sandoval-Ortega et al., 2023).

The study of the members of *Amaranthaceae* s. l. (including *Chenopodiaceae*) occurring in Mexico needs a first-step nomenclatural analysis in order to ensure the proper application of names (Sandoval-Ortega, Zumaya-Mendoza, 2023a).

As part of the ongoing study of the flora of Guerrero (Mexico) (see, e.g. Bustamante-García, González-Hidalgo, 2022; Fonseca, 2022) and the taxonomic revision of the family *Amaranthaceae* in Mexico (Sandoval-Ortega, Zumaya-Mendoza, 2023a, 2023b, 2024), we present here a nomenclatural note dealing with some names applicable to species of *Dysphania* that occur in Mexico.

Material and Methods

Specimens deposited in the Herbaria ENCB, MEXU, FCME, USON, and HUAA were directly examined (acronyms follow Thiers, 2025 [continuously updated]). Pertinent literature (protologues included) was also considered (Clemants, Mosyakin, 2003; Uotila et al., 2021, etc.). In addition, online images of specimens preserved at NY, P, and US (NY Herbarium, 2025; P Herbarium, 2025; US Herbarium, 2025), and those occurring in the Red de Herbarios Mexicanos (RHM, 2025) and the

JSTOR Global Plants platform (JSTOR, 2025) were analyzed. The articles of the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* cited in the text follow the currently available published edition, i.e. the *Shenzhen Code* (hereafter reported as the “ICN”; Turland et al., 2018).

Results and Discussion

Dysphania incisa (Poir.) Sandoval-Ortega & Zumaya-Mendoza, **comb. nov.** $\equiv$ *Chenopodium incisum* Poir., Encycl. [J. Lamarck & al.] Suppl. 1(1): 392. 1810 $\equiv$ *Ambrina incisa* (Poir.) Moq., Chenop. Monogr. Enum.: 36 1840 $\equiv$ *Neobotrydium incisum* (Poir.) M.L. Zhang & G.L. Chu, Pl. Diversity 38: 326. 2016.

TYPE (**lectotype, here designated**): Hort. Paris, s.f., J.L.M. Poiret (P00606423, Fig. 1; image available from: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.p00606423>).

$\equiv$ *Chenopodium graveolens* Lag. & Rodr., Anales Ci. Nat. 5: 70. 1802 $\equiv$ *Dysphania graveolens* (Lag. & Rodr.) Mosyakin & Clemants, Ukrayins'k. Bot. Zhurn. 78(4): 271. 2021, *nom. illeg.* (later homonym of *D. graveolens* Mosyakin & Clemants, 2002: 383, Art. 53.1 of the ICN).

TYPE (lectotype designated by Mosyakin, 2021): Country of origin unknown, culta in hoc regio horto anno 1801. Floruit Septembri, M. Lagasca & D.J. Rodríguez s.n. (MA214007, image available from: <https://plants.jstor.org/stable/view-er/10.5555/al.ap.specimen.ma214007>).

$\equiv$ *Chenopodium graveolens* Willd., Enum. Pl. 1: 290. 1809, *nom. illeg., non C. graveolens* Lag. & Rodr., 1802 (Art. 53.1 of the ICN) $\equiv$ *Dysphania graveolens* Mosyakin & Clemants, Ukrayins'k. Bot. Zhurn. 59(4): 383. 2002.

TYPE: not designated.

Notes on the type of the name *Chenopodium incisum*. The protologue of *C. incisum* (Poiret in Lamarck, 1810: 392) consists of a short diagnosis (“*Chenopodium foliis ovatis, inciso-angulatis; racemis axillaribus, minimis, paucifloris*”), a morphological description, and the provenance as “J’ai observé cette espèce au Jardin des Plantes. Son lieu natal ne m’est point connu ... (V. v.) [= *Vidi vivo*]” (“I observed this species in the Botanical Garden. I do not know its place of origin”); “Hort. Paris” was reported after the binomial. We traced at P a Poiret collection (barcode P00606423) annotated

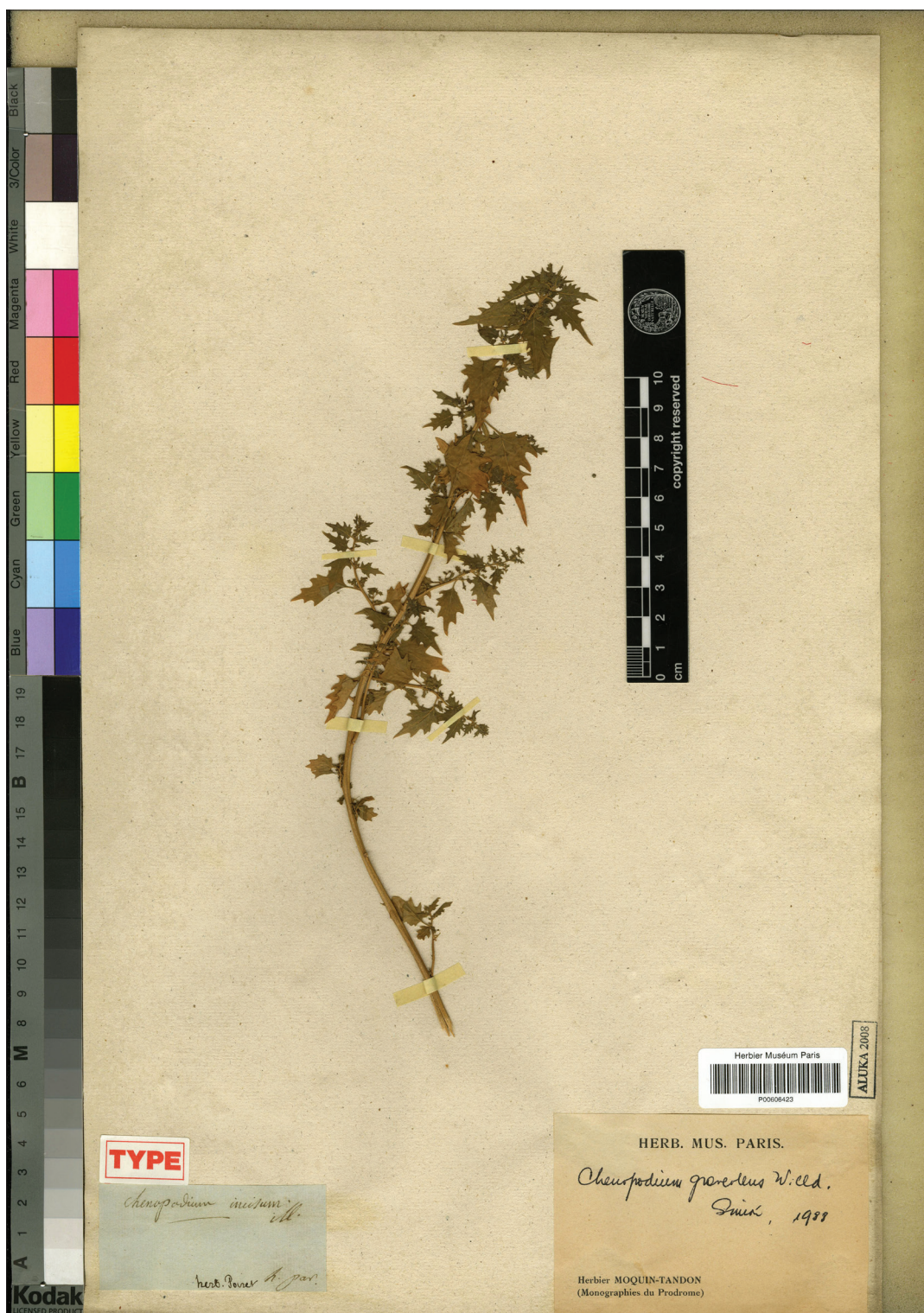


Fig. 1. Lectotype (designated here) of *Chenopodium incisum* Poir., deposited in Muséum National d'Histoire Naturelle (P00606423). Available at: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.p00606423>



Fig. 2. Lectotype (designated here) of *Ambrina dissecta* Moq., deposited in Muséum National d'Histoire Naturelle (P00606421). Available at: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.p00606421>



Fig. 3. Lectotype (designated here) of *Chenopodium stellatum* S. Watson, deposited in Harvard University Herbaria (GH00037205). Available at: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.gh00037205>

with “*h. par.*” (*Hortus parisiensis*), the information matching the protologue. Since no holotype was indicated in the protologue (see Note 1 of Art. 9.1 of the *ICN*, as well as comments by McNeill, 2014), this specimen can be considered for the lectotypification purpose. Here we designate the specimen P00606423 (Fig. 1) as the lectotype (see Art. 9.3 and 9.4 of the *ICN*). P00606423 corresponds to the current concept of the species (Clemants, Mosyakin, 2003; Calderón de Rzedowski, 2005) showing the following diagnostic characters: leaf blade margins lobed to pinnatifid, inflorescences compound cymes, perianth lobes with a subapical spiniform tubercle.

In POWO (2025–onwards) the name *Dysphania graveolens* (Lag. & Rodr.) Mosyakin & Clemants (basionym: *Chenopodium graveolens* Lag. & Rodr.; see Lagasca, Rodríguez, 1802: 70) is listed as an illegitimate name and a synonym of the “accepted” provisional combination *D. incisa* (as “*Dysphania incisa* (Poir.) ined.”). In this online resource, names can be found listed as “nom. ined.”, a practice used to discover synonyms and subsequently put them under the correct name: see similar cases discussed by de Lange and James (2024). However, Mosyakin (2021) provided arguments for a different interpretation of the nomenclatural status of the names applied to this taxon. Despite that, we think it advisable to propose here the new combination in *Dysphania* based on the name *Chenopodium incisum* Poir. That new combination should be used for this species if the nomenclatural interpretation of POWO is considered correct, which we explicitly accept here.

Dysphania dissecta (Moq.) Mosyakin & Clemants, J. Bot. Res. Inst. Texas 2(1): 429. 2008 ≡ *Ambrina dissecta* Moq., Chenop. Monogr. Enum. 38. 1840 ≡ *Chenopodium bipinnatifidum* Moric. ex Moq. in DC., Podr. 13(2): 76. 1849. *nom. superfl. et illeg.* (Art. 52.2 of the *ICN*) ≡ *Chenopodium dissectum* (Moq.) Standley, N. Amer. Fl. 21(1): 26. 1916.

TYPE (**lectotype, here designated**): Mexico, circa Mexico, 15 Aug. 1827, Berlandier 613 (P00606421, Fig. 2; image available from <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.p00606421>); **isolectotypes**: G00686553, P00606420, P00606422, P01190882, P01190883, and P01190884.

– *Chenopodium bipinnatifidum* Moric. ex Moq., Chenop. Monogr. Enum. 38. 1840. *nom. inval. pro syn.* (Art. 36.1b of the *ICN*).

Notes on the type of *Ambrina dissecta* Moq.

The protologue of *A. dissecta* (Moquin-Tandon, 1840: 38) consists of a morphological description, the provenance (“circa Mexico”) and the name of the collector (“legit Berlandier”). The name “*Chenopodium bipinnatifidum* in herb. Moricand” was reported as a synonym and it is, therefore, invalid according to Art. 36.1b of the *ICN*. Note that *Chenopodium bipinnatifidum* was validly published nine years later by the same author, Moquin-Tandon (1849: 76), who reported his *Ambrina dissecta* in synonymy and cited a Berlandier’s specimen no. 613, which is clearly that reported under *Ambrina dissecta* in *Chenopodearum Monographica Enumeratio*. Furthermore, Moquin-Tandon (1849: 76) reported “v. s. in Delessert. DC. et Moric.” (also cited in *Chenopodearum Monographica Enumeratio*).

Most specimens from the three authors cited (Berlandier, Delessert, and Moricand) by Moquin-Tandon are currently deposited in G (see HUH-Index of Botanists, 2025). Note that (1) Moricand’s herbarium that was given to the Conservatoire botanique de la ville de Genève by Moricand’s son in 1908 (see <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.person.bm000005815>) and (2) when Delessert Botanical Museum closed, the herbarium was also moved to Geneva, where it contributed to the core collection of the Conservatoire et Jardin Botaniques (Hoquet, 2014).

We found one specimen identified as *Chenopodium bipinnatifidum* at G-DC (barcode G00686553) which is annotated with the collection number (“613”), the locality (“Mexico in montibus”), and the date of collection (“15.8.1827”); no collector name is reported.

In P there are six specimens stored under the name *Chenopodium bipinnatifidum* (barcodes P01190884, P01190882, P01190883, P00606421, P00606420, and P00606422), all collected by Berlandier with the collection number “613”; five of them (P01190882, P01190883, P00606421, P00606420, and P00606422) reported the collection date (“15.8.1827”).

Thanks to high resolution images kindly provided by the staff of P and G, we confirmed that the material deposited at P and G00686553 specimen refer to the same species. Additionally, the label on G00686553 shows the same handwriting as the labels on P00606422 and P01190883. Thus, it is most probable (almost certain) that G00686553 is also part of the original material collected by Berlandier.

When Moquin-Tandon described *Ambrina dissecta* he did not cite a collection number in the protologue, only the collector's name: Berlandier. However, more information about the material from Moricand's herbarium that Moquin-Tandon consulted to describe *A. dissecta* was provided by Moquin-Tandon himself when he published the name *Chenopodium bipinnatifidum* in De Candolle's *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* (Moquin-Tandon, 1849: 76) where he refers to material from Moricand's herbarium collected by Berlandier under the number "613", and also cited the name *A. dissecta* as a synonym.

Thus, the specimens P01190884, P01190882, P01190883, P00606421, P00606420, P00606422, and G00686553 are syntypes (see Art. 9.6 of the ICN). Here, the specimen P00606421 (Fig. 2) is designated as the lectotype of the name *A. dissecta* Moq. (see Art. 9.3 and 9.4 of the ICN) since it matches the protologue, is in good condition, and shows flowers and fruits; P01190884, P01190882, P01190883, P00606420, P00606422, and G00686553 are isolectotypes. All specimens aforementioned correspond to the current concept of the species (Uotila et al., 2021) showing the following diagnostic characters: leaf blades pinnatisected and perianth segments 5, deeply split, not contiguous, abaxially swollen in fruit.

Chenopodium bipinnatifidum Moric. ex Moq., as published in Candolle's *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, is a superfluous and illegitimate name since the validly published name *A. dissecta* Moq. was cited as a synonym (Art. 52.2 of the ICN).

Dysphania stellata (S. Watson) Mosyakin & Clemants, J. Bot. Res. Inst. Texas 2(1): 429. 2008 ≡ *Chenopodium stellatum* S. Watson, Proc. Amer. Acad. Arts 18: 146. 1883 ≡ *Meiomeria stellata* (S. Watson) Standl., N. Amer. Fl. 21: 7. 1916.

TYPE (lectotype, here designated): MEXICO, Coahuila, "Mts. 21 m. N.E. of Monclova" [Mountains 21 miles northeast of Monclova], Sept. 1880, Palmer 1155 (GH00037205, Fig. 3;

image available from: <https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.gh00037205>); **isolectotypes**: F0054121F, K000583159, NY00324331, NY00005489, US00169596, YU001087.

Notes on the type of the name *Chenopodium stellatum*. The protologue of *C. stellatum* (Watson, 1883: 146) consists of a morphological description, *locus classicus* ("In the Mountains northeast Monclova, Coahuila") and a number of collection ("1155"). The latter citation can be interpreted as syntypes (Art. 9.6 of the ICN). We traced six specimens at F, GH, K, NY, YU, and US), all numbered with "1155" and bearing plants collected in Mountains northeast of Monclova. GH00037205 (Fig. 3) is here designated as the lectotype since it matches the protologue, shows flowers and fruits, is in good condition, and when *C. stellatum* was published, Watson was a curator in the Gray Herbarium (HUH Index of Botanists, 2025). All aforementioned specimens correspond to the current concept of the species (Uotila et al., 2021) showing the following diagnostic characters: leaf blades linear, perianth segments 6–9, briefly connate at the base, concave, linear, not contiguous, strongly swollen abaxially and winged in fruit.

Acknowledgements

We are grateful to colleagues Vanessa Invernón and Fred Stauffer from the herbaria P and G for providing high-resolution photographs of the specimens mentioned in this article. Useful comments and suggestions of anonymous reviewers are greatly appreciated.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

M.H. Sandoval-Ortega:  <https://orcid.org/0000-0003-1396-9024>

S. Zumaya-Mendoza:  <https://orcid.org/0000-0003-0337-4924>

REFERENCES

- Bustamante-García R., González-Hidalgo B. 2022. *Brassicaceae*. In: *Flora de Guerrero*, No. 93. Eds Alvarado-Cárdenas L.O., Jiménez J., Fonseca R.M., Martínez M. Ciudad de México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 1–101.
- Calderón de Rzedowski G. 2005. *Chenopodiaceae*. In: Calderón de Rzedowski G.C. & Rzedowski J. (eds.). *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Pátzcuaro: CONABIO, Instituto de Ecología A.C., pp. 115–124.
- Clemants S.E., Mosyakin S.L. 2003. *Dysphania*. In: *Flora of North America Editorial Committee* (eds.). *Flora of North America North of Mexico*. Vol. 4 (*Magnoliophyta: Caryophyllidae*, part 1). Oxford & New York: Oxford University Press, pp. 267–274.

- de Lange P.J., James C.J. 2024. New combinations in *Anthoxanthum* (Poaceae) for Aotearoa / New Zealand taxa earlier placed in *Hierochloa*. *Ukrainian Botanical Journal*, 81(4): 259–262. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj81.04.259>
- Fonseca R.M. 2022. *Talinaceae*. In: *Flora de Guerrero*, No. 91. Eds Alvarado-Cárdenas, L.O., Jiménez, J., Fonseca, R.M. & Martínez, M. Ciudad de México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 1–20. <https://doi.org/10.22201/fc.9786073056564e.2022>
- Hoquet T. 2014. Botanical authority: Benjamin Delessert's collections between travelers and Candolle's natural method (1803–1847). *Isis*, 105: 508–539. <https://doi.org/10.1086/678169>
- HUH-Index of Botanists. 2025. Harvard University Herbaria & Libraries, Index of Botanist. Available from: https://kiki.huh.harvard.edu/databases/botanist_index.html (Accessed 8 January 2025).
- JSTOR. 2025. *JSTOR Global Plants*. Available from: <https://plants.jstor.org/> (Accessed 8 January 2025)
- Lagasca M., Rodríguez J. 1802. Descripciones de algunas plantas nuevas que han florecido en el Real establecimiento botánico en el año 1801. *Anales de Ciencias Naturales (Madrid)*, 5: 65–76. Available at: <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/14767>
- Lamarck M. 1810. *Encyclopédie méthodique. Botanique*. Tome 1. Paris: Chez H. Agasse. 761 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.826>
- McNeill J. 2014. Holotype specimens and type citations: General issues. *Taxon*, 63(5): 1112–1113. <https://doi.org/10.12705/635.7>
- Moquin-Tandon A. 1840. *Chenopodearum Monographica Enumeratio*. Parisiis [Paris]: P.J. Loss Bibliopolam, 182 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.15484>
- Moquin-Tandon A. 1849. Ordo CLVII. *Salsolaceae*. In: De Candolle A.P. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Vol. 13(2). Parisiis [Paris]: Victoris Masson, pp. 41–219. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/7163#page/47/mode/1up>
- Mosyakin S.L. 2021. Nomenclatural and taxonomic comments on some representatives of *Dysphania* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.). *Ukrainian Botanical Journal*, 78(4): 266–273. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.04.266>
- Mosyakin S.L., Clemants S.E. 2002. New nomenclatural combinations in *Dysphania* R.Br. (*Chenopodiaceae*): Taxa occurring in North America. *Ukrainian Botanical Journal*, 59(4): 380–385. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/272417640>
- NY Herbarium. 2025. *The New York Botanical Garden, C.V. Starr Virtual Herbarium*. New York. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/vh/> (Accessed 09 January 2025).
- P Herbarium. 2025. *Muséum national d'Histoire naturelle, Vascular Plants*. Paris. Available from: <https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/list> (Accessed 09 January 2025).
- POWO. 2025-onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org/> (Accessed 7 January 2025).
- RHM. 2025. *Red de Herbarios Mexicanos*. Available at: <https://herbanwmex.net/portal/> (Accessed 7 January 2025).
- Sandoval Ortega M.H., De Loera-Ávila E.E., Martínez-Calderón V.M., Zumaya-Mendoza S.G. 2023. Plantas silvestres comestibles del estado de Aguascalientes, México, sus formas de consumo y comercialización. *Polibotánica*, 55: 213–230. <https://doi.org/10.18387/polibotanica.55.14>
- Sandoval-Ortega M.H., Siqueiros-Delgado M.E. 2019. Plantas útiles de la familia *Amaranthaceae* en el estado de Aguascalientes, México. *TECNOCENCIA Chihuahua*, 13(1): 40–49. <https://doi.org/10.54167/tch.v13i1.324>
- Sandoval-Ortega M.H., Siqueiros-Delgado M.E., Sosa-Ramírez J., Cerros-Tlatilpa R. 2017. *Amaranthaceae* (Caryophyllales) richness and distribution in the state of Aguascalientes, Mexico. *Botanical Sciences*, 95(2): 1–18. <https://doi.org/10.17129/botsci.909>
- Sandoval-Ortega M.H., Zumaya-Mendoza S. 2023a. Types of some Mexican names in *Amaranthaceae* s. l. (*Caryophyllales*). *Phytotaxa*, 597(1): 8–14. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.597.1.2>
- Sandoval-Ortega M.H., Zumaya-Mendoza S. 2023b. Identities of some names in *Gomphrena* (*Amaranthaceae*). *Phytotaxa*, 626(2): 78–92. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.626.2.1>
- Sandoval-Ortega M.H., Zumaya-Mendoza S. 2024. Typification of the name *Celosia nitida* (*Amaranthaceae*) and first record for the State of Sonora, Mexico. *Haquetia*, 24(1): 1–7. <https://doi.org/10.2478/hacq-2024-0013>
- Thiers B. 2025 [continuously updated]. *Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 7 January 2025).
- 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/10.1186/s43008-019-0019-1>
- Uotila P., Sukhorukov A.P., Bobon N., McDonald J., Krinitsina A.A., Kadereit G. 2021. Phylogeny, biogeography and systematics of *Dysphanieae* (*Amaranthaceae*). *Taxon*, 70(3): 526–551. <https://doi.org/10.1002/tax.12458>
- US Herbarium. 2025. *Botany Collection, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington*. Available from: <https://collections.nmnh.si.edu/search/botany/> (Accessed 09 January 2025).
- Villaseñor J.L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87 (3): 559–902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>

- Watson S. 1883. Contributions to American Botany. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 18: 96–196.
<https://doi.org/10.2307/25138689>
- Willdenow C.L. 1809. *Enumeratio Plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis: continens descriptiones omnium vegetabilium in horto dicto cultorum*. Berolini [Berlin]: In Taberna libraria Scholae Realis, vi + 1099 pp.

**Типіфікація трьох назв, які стосуються мексиканських видів
роду *Dysphania* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.),
з новою номенклатурною комбінацією**

М.І. САНДОВАЛЬ-ОРТЕГА ¹, С. СУМАЯ-МЕНДОСА ²

¹ Університет Сонори, Ермосійо, штат Сонора, Мексика

² Національний автономний університет Мексики, Університетське містечко, Мехіко, Мексика

Реферат. Назви *Ambrina dissecta*, *Chenopodium incisum* і *Chenopodium stellatum* оцінено таксономічно та встановлено їхні лектотиби на основі зразків з гербаріїв P та GH. Ці три назви стосуються видів, які на даний час включені до роду *Dysphania*, але для виду, раніше відомого як *Chenopodium incisum*, не існувало відповідної номенклатурної комбінації у цьому роді. Тому ми пропонуємо тут нову номенклатурну комбінацію: *Dysphania incisa* (Poir.) Sandoval-Ortega & Zumaya-Mendoza, comb. nov. (базионім: *Chenopodium incisum* Poir.).

Ключові слова: *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Dysphania*, гербарій, епазот, лектотип, Мексика, номенклатура



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.090>

RESEARCH ARTICLE

No short-term benefits of inoculation with ericoid mycorrhizal fungi for highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*: *Ericaceae*) cultivated under controlled conditions in rhizotrons

Emeliane KILADZE ^{1*} , Tobias WOJCIECHOWSKI ² , David R. BRYLA ³ , Nana BITSADZE ¹ 

¹ Laboratory of Mycology and Plant Pathology, Agricultural University of Georgia,

Kakha Bendukidze Campus, Tbilisi 0159, Georgia / Sakartvelo

² Institute of Plant Sciences, IBG-2, Forschungszentrum Jülich GmbH, 52425 Jülich, Germany

³ U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service,
Horticultural Crops Production and Genetic Improvement Research Unit, Corvallis, Oregon, USA

* Author for correspondence: ekila2021@agrui.edu.ge

Abstract. Ericoid mycorrhizal fungi (ErMF) enhance nutrient uptake in highbush blueberry (*Vaccinium* sp.); however, it is unclear whether inoculating plants with ErMF is actually beneficial. A 40-day rhizotron trial evaluated the effects of two ErMF isolates (*Hyaloscypha hepaticicola* and *Oidiodendron maius*), individually and combined, on growth and root development of the 'Duke' and 'Legacy' varieties of highbush blueberry, *Vaccinium corymbosum* s.l. Fungal inoculation increased leaf nitrogen concentration in the 'Duke' cultivar plants; a decrease in root biomass was also recorded for the 'Legacy' cultivar plants compared to the uninoculated plants. The total root length in the 'Duke' cultivar was lower with *O. maius* or combined inoculum, and leaf potassium concentration in the 'Legacy' cultivar decreased with *H. hepaticicola* or combined inoculum. These findings suggest no short-term benefits of ErMF inoculation for highbush blueberry under the tested conditions. Further research is needed to evaluate potential long-term effects and optimize inoculation strategies.

Keywords: mycorrhizal colonization, nutrient uptake, plant biomass, root architecture, *Vaccinium corymbosum*

Introduction

Cultivation of highbush blueberry (*Vaccinium* sp.) originated in the United States (Coville, 1910). Production and consumption of blueberries have increased sharply in the world because of their high economic value and beneficial effect on

human health (Kalt et al., 2020). Currently, China is the leading producer of blueberries, followed by the United States and Peru (International Blueberry Organization, 2023). Alongside development in these sectors, production and competition for blueberries are expanding in many countries (Protzman, 2021).

ARTICLE HISTORY. Submitted 05 January 2025. Revised 10 February 2025. Published 14 April 2025

CITATION. Kiladze E., Wojciechowski T., Bryla D.R., Bitsadze N. 2025. No short-term benefits of inoculation with ericoid mycorrhizal fungi for highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*: *Ericaceae*) cultivated under controlled conditions in rhizotrons. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(2): 90–97. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.090>

© 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/>)

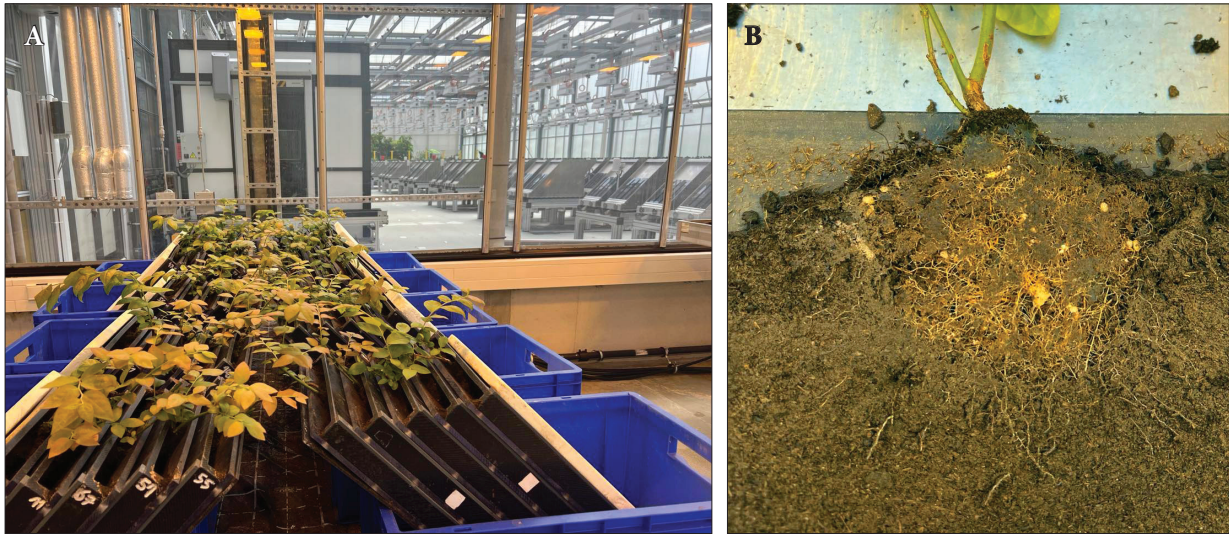


Fig. 1. Highbush blueberry growing in rhizotrons. A: plants; B: roots

Ericoid mycorrhizal fungi (ErMF) form symbiotic associations with the roots of ericaceous plant species, including highbush blueberry (Retamales, Hancock, 2018). They are known to improve growth and production in the host plants by utilizing organic or insoluble compounds in the soil (Smith, Read, 2008). ErMF can be found in temperate ecosystems, including peatlands, forests and heathlands (Scagel et al., 2005). However, inoculating plants with ErMF could accelerate root colonization and provide advantages, particularly during early stages of plant development (Scagel, 2005a, 2005b).

The objective of the present study was to examine the potential benefits of inoculating highbush blueberry plants with ErMF. The plants were grown in root observation boxes called rhizotrons to determine whether ErMF affected growth in both the roots and shoots (Martino et al., 2018; Perotto et al., 2018; Vohník, 2020; Bertolot et al., 2024).

Materials and Methods

Fungal isolates

Two isolates of ErMF, *Hyaloscypha hepaticicola* (Grelet & Croz.) Baral, Huhtinen & J.R. De Sloover [Synonyms: *Trichopeziza hepaticicola* Grelet & Croz., *Pezizella ericae* D.J. Read, *Hymenoscyphus ericae* (D.J. Read) Korf & Kernan, *Rhizoscyphus ericae* (D.J. Read) W.Y. Zhuang & Korf, and *Pezoloma ericae* (D.J. Read) Baral (Fehrer et al., 2019)] and *Oidiodendron maius* G.L. Barron were obtained from the

University of Toronto UAMH Centre for Global Microfungal Biodiversity collection (UAMH numbers 5828 and 8507, respectively). Both of these ErMF are commonly associated with blueberry roots (Scagel et al., 2005). The isolates were transferred to Petri dishes and incubated for 20 days at 25 °C on a modified Melin-Norkrans medium (MMN).

Plant material

The ‘Duke’ and ‘Legacy’ highbush blueberry cultivars (*Vaccinium corymbosum* L. s. l. and complex hybrids based on *V. corymbosum* and *V. darrowii* Camp.) were selected as they both are well adapted to northern climates and readily planted in many countries, including the Republic of Georgia / Sakartvelo (Tsintsadze, Bobokashvili, 2023). The plants were obtained from a commercial nursery (Nursery Waganowice Kusibab-Popowicz — Waganowice, Poland) as 2-year-old container stock (1.5-L containers). Each plant was transplanted individually into sterilized rhizotrons filled with 3 L of steam-pasteurized proprietary peat-based growing medium (Fig. 1A). The medium had pH 5.5 (CaCl_2), bulk density 129 $\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ and 360 $\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ (dry and wet, respectively), electrical conductivity (EC) 0.5 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ (H_2O), and contained 100 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{NO}_3\text{-N}$, < 1 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{NH}_4\text{-N}$, 125 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ P_2O_5 , 126 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ K_2O , and 98 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Mg. During transplanting, plants were either uninoculated (control) or inoculated with 50 mL of one or both blended ErMF isolates. MNM agar without fungi was added to the uninoculated controls (Grelet et al., 2017).

Table 1. Effects of inoculation with two different isolates of ericoid mycorrhizal fungi (ErMF) on root development of the ‘Duke’ and ‘Legacy’ blueberry

Cultivar / EMF inoculum	Root length (cm)			Root system width (cm)	Root system depth (cm)
	Primary	Lateral	Total		
	‘Duke’				
No inoculum (control)	13.0 ± 4.1 a ¹	63.0 ± 9.7 a	76.0 ± 12.4 a	9.9 ± 0.4 a	6.8 ± 0.5 a
<i>Hyaloscypha hepaticicola</i>	9.0 ± 1.3 a	63.0 ± 7.2 a	71.6 ± 7.8 a	9.7 ± 0.5 a	7.7 ± 0.3 a
<i>Oidiodendron maius</i>	8.5 ± 1.4 a	44.5 ± 8.7 a	52.9 ± 8.7 b	9.5 ± 0.6 a	7.2 ± 0.2 a
<i>H. hepaticicola</i> + <i>O. maius</i>	8.2 ± 1.6 a	42.3 ± 10.4 a	50.5 ± 10.9 b	9.3 ± 0.3 a	6.7 ± 0.5 a
	‘Legacy’				
No inoculum (control)	5.5 ± 1.0 a	19.5 ± 3.2 a	25.1 ± 3.7 a	8.0 ± 0.5 a	6.0 ± 0.4 a
<i>Hyaloscypha hepaticicola</i>	6.3 ± 0.7 a	27.4 ± 12.0 a	33.7 ± 12.1 a	7.6 ± 0.6 a	5.4 ± 0.5 a
<i>Oidiodendron maius</i>	4.9 ± 0.6 a	22.2 ± 5.8 a	27.1 ± 5.8 a	8.4 ± 0.6 a	5.8 ± 0.6 a
<i>H. hepaticicola</i> + <i>O. maius</i>	4.6 ± 0.7 a	14.4 ± 3.7 a	21.3 ± 3.7 a	8.3 ± 0.3 a	5.9 ± 0.4 a
	Significance				
Cultivar	**	**	**	**	**
EMF inoculum	NS	NS	NS	NS	NS
Cultivar × inoculum	NS	NS	*	NS	NS

¹ Means (± 1 SE) followed by a different letter within a cultivar are significantly different at $P \leq 0.05$ (Tukey’s test). NS, *, ** — non-significant or significant at $P \leq 0.05$ or 0.01, respectively.

Experimental design

The experiment was initiated on 23 April 2023 and run for 40 days at the Institute of Bio- and Geosciences (IBG), Plants Sciences (IBG-2), Forschungszentrum Jülich GmbH, Jülich, Germany. Ten plants (rhizotrons) per treatment (2 cultivars × 4 inoculum combinations) were placed in a greenhouse and arranged in a completely randomized design. The plants were grown with 16 h of supplemental light per day and irrigated as needed. The pH and EC of the irrigation water were 5.5 and $< 1 \text{ dS} \cdot \text{m}^{-1}$, respectively. Temperature and relative humidity in the glasshouse were maintained at 26/16 °C and 40/60% (day/night), respectively.

Measurements

Images of primary and lateral roots in the rhizotrons (Fig. 1B) were captured using a digital camera and analyzed for the length using PaintRhizo software (Nagel et al., 2012). Width and depth of each root system was also measured. Once the images were captured, the plants were removed from the rhizotrons, washed, and divided into roots and shoots (stems and leaves). Roots and shoots were immediately weighed to determine fresh biomass, oven-dried at 60 °C, and reweighed to determine dry biomass. Leaves from each plants were ground in a Wiley mill and analyzed for N (nitrogen), P (phosphorus), and K (potassium), following the

protocols described by Stebbins and Wilder (1988). Root colonization by ErMF was quantified under a microscope (10–40×) using a slight modification of the root clearing maceration and staining methods described by others (Walker, 2005; Derkowska et al., 2015; Vohník, 2020).

Statistical analysis

Data were analyzed by two-way analysis of variance (ANOVA) using SAS v. 9.4 (SAS Institute, Cary, NC, USA). Means were separated within cultivars using Tukey’s honestly significant difference test ($P \leq 0.05$). Data was stored at the Agricultural University of Georgia, Laboratory of Mycology and Plant Pathology according to FAIR standards.

Results and Discussion

Root development

The total root length measured for the ‘Duke’ variety plants inoculated with *O. maius* or with both *O. maius* and *H. hepaticicola* was lower when compared to the total root length of uninoculated or inoculated with *H. hepaticicola* plants (Table 1). Inoculation with ericoid mycorrhizal fungi, which commonly form associations with plants in the family *Ericaceae*, including blueberries (*Vaccinium* spp.), has also been observed to influence root morphology. For instance, inoculation with *Oidiodendron maius*

Table 2. Effects of inoculation with two different isolates of ericoid mycorrhizal fungi (ErMF) on shoot and root growth of the 'Duke' and 'Legacy' blueberry

Cultivar / EMF inoculum	Shoot biomass (g/plant)		Shoot length (cm)	Root biomass (g/plant)	
	Fresh	Dry		Fresh	Dry
	‘Duke’				
No inoculum (control)	9.3 ± 1.0 a ¹	4.7 ± 0.3 a	27.7 ± 2.4 a	25.0 ± 0.6 a	4.3 ± 0.9 a
<i>Hyaloscypha hepaticicola</i>	7.3 ± 0.4 b	3.8 ± 0.1 b	27.9 ± 1.6 a	16.0 ± 3.1 b	4.3 ± 0.3 a
<i>Oidiodendron maius</i>	6.6 ± 0.6 b	3.5 ± 0.2 b	27.2 ± 1.1 a	20.7 ± 2.6 b	4.7 ± 0.7 a
<i>H. hepaticicola</i> + <i>O. maius</i>	6.1 ± 0.5 b	3.4 ± 0.2 b	22.7 ± 2.3 a	15.7 ± 5.0 b	4.0 ± 0.6 a
	‘Legacy’				
No inoculum (control)	6.4 ± 0.2 a	3.6 ± 0.2 a	23.3 ± 1.0 ab	26.6 ± 5.2 a	5.0 ± 0.0 a
<i>Hyaloscypha hepaticicola</i>	5.8 ± 0.4 a	3.3 ± 0.2 a	20.4 ± 2.2 b	18.0 ± 2.6 b	4.3 ± 0.3 a
<i>Oidiodendron maius</i>	5.9 ± 0.3 a	3.7 ± 0.2 a	23.8 ± 2.2 a	12.7 ± 1.2 b	3.7 ± 0.3 a
<i>H. hepaticicola</i> + <i>O. maius</i>	6.5 ± 0.3 a	3.5 ± 0.2 a	24.1 ± 0.8 a	22.3 ± 0.7 ab	4.7 ± 0.3 a
	Significance				
Cultivar	**	*	**	NS	NS
EMF inoculum	**	**	NS	*	NS
Cultivar × inoculum	*	**	*	*	NS

¹ Means (± 1 SE) followed by a different letter within a cultivar are significantly different at $P \leq 0.05$ (Tukey's test). NS, *, ** — non-significant or significant at $P \leq 0.05$ or 0.01, respectively.

has been reported to affect root length and architecture in blueberries, promoting a more branched root system, which enhances nutrient uptake efficiency (Wei et al., 2022). In nutrient-limited soils, plants highly dependent on mycorrhiza may lower their metabolic costs by reducing root growth and developing a coarser root system (Hetrick, 1991). This may also be the case in soilless media.

Shoot length and plant biomass

The inoculation with ErMF resulted in less biomass in the shoots and/or roots of both cultivars (Table 2). Furthermore, *H. hepaticicola* resulted in less shoot length than *O. maius* or the mix of *H. hepaticicola* and *O. maius* in the 'Legacy' variety. Mycorrhizal fungi incur both costs and benefits to the overall carbon economy of host plants and may initially reduce growth during establishment (Buwald, Goh, 1982; Koide, 1985; Peng et al., 1993; Taylor, Harrier, 2000). Controlled variants indicate that total costs range anywhere from 3 to 36% of the carbon fixed daily by photosynthesis, with the largest proportion of the carbon allocated to respiration required by the mycobiont for construction of new intraradical and extraradical fungal structures, maintenance and repair of existing fungal tissue, and cellular processes associated with the absorption, translocation, and transfer of nutrients from the soil to the host (Bryla, Eissenstat, 2005).

Leaf nutrients

The inoculation with both ErMF increased the concentration of N in the leaves relative to control in 'Duke' (Table 3). Although this may have been due to less growth in the inoculated plants (Table 2), increased uptake of soil nutrients, including N, has been observed in young highbush blueberry plants inoculated with ErMF (Scagel, 2005a). However, inoculation had no effect on P in both cultivars in the present study, and it reduced the concentration of K in the leaves when the plants were inoculated with *H. hepaticicola* or the mix of *H. hepaticicola* and *O. maius* in 'Legacy' (Table 3).

Root colonization by ericoid mycorrhizal fungi

Root colonization by ErMF was higher with *O. maius* than with *H. hepaticicola*, the mix of *H. hepaticicola* and *O. maius*, and control in 'Duke' (Table 4). However, it was similar between the control and the inoculated treatments in 'Legacy'. Root colonization by ErMF is often variable in blueberry, depending on the cultivar and the environmental conditions in which the plants are grown (Scagel et al., 2005; Villarreal-Ruiz et al., 2012; Brody et al., 2019; Albornoz et al., 2021). Time is also a factor and, in the present study, may have been too short (i.e., 40 days) to develop significant levels of root colonization in plants inoculated with *H. hepaticicola* in both cultivars and with *O. maius* in 'Legacy' (Fig. 2).

Table 3. Effects of inoculation with two different isolates of ericoid mycorrhizal fungi (ErMF) on the concentration of N, P, and K of the leaves of the ‘Duke’ and ‘Legacy’ blueberry

Cultivar / EMF inoculum	Leaf N (%)	Leaf P (%)	Leaf K (%)
‘Duke’			
No inoculum (control)	0.90 ± 0.05 b ¹	0.37 ± 0.04 a	0.54 ± 0.05 a
<i>Hyaloscypha hepaticicola</i>	1.57 ± 0.02 a	0.54 ± 0.13 a	0.65 ± 0.03 a
<i>Oidiodendron maius</i>	1.51 ± 0.05 a	0.43 ± 0.04 a	0.53 ± 0.06 a
<i>H. hepaticicola</i> + <i>O. maius</i>	1.50 ± 0.05 a	0.48 ± 0.06 a	0.64 ± 0.03 a
‘Legacy’			
No inoculum (control)	1.43 ± 0.4 a	0.37 ± 0.04 a	0.67 ± 0.03 a
<i>Hyaloscypha hepaticicola</i>	1.33 ± 0.4 a	0.33 ± 0.04 a	0.48 ± 0.04 b
<i>Oidiodendron maius</i>	1.39 ± 0.3 a	0.34 ± 0.05 a	0.52 ± 0.06 ab
<i>H. hepaticicola</i> + <i>O. maius</i>	1.34 ± 0.3 a	0.35 ± 0.03 a	0.51 ± 0.06 b
Significance			
Cultivar	NS	*	**
EMF inoculum	**	NS	NS
Cultivar × inoculum	**	NS	*

¹ Means (± 1 SE) followed by a different letter within a cultivar are significantly different at $P \leq 0.05$ (Tukey’s test). NS, *, ** — non-significant or significant at $P \leq 0.05$ or 0.01, respectively.

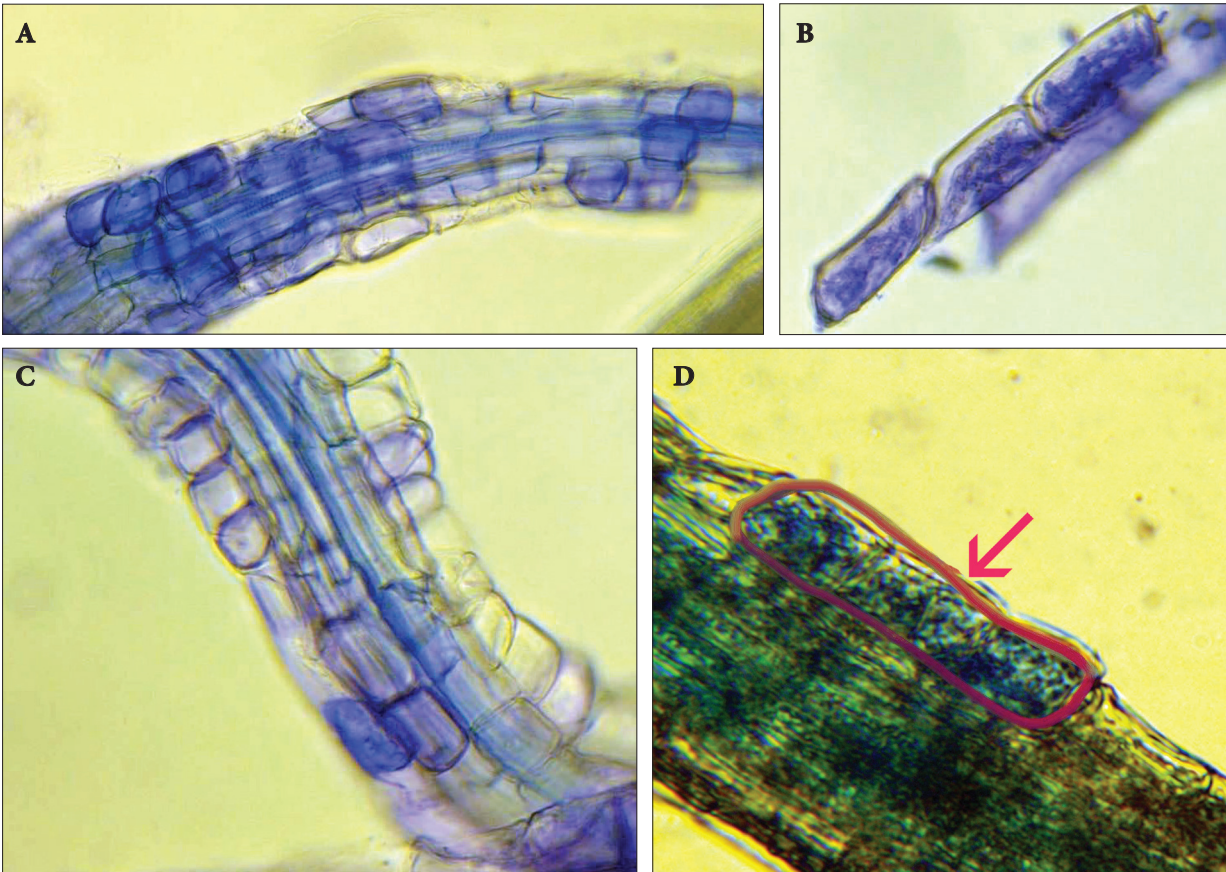


Fig. 2. Ericoid mycorrhizal colonization of roots in the ‘Duke’ (A, B) and ‘Legacy’ (C, D) cultivars of highbush blueberry

Table 4. Root colonization by ericoid mycorrhizal fungi (ErMF) in the 'Duke' and 'Legacy' blueberry inoculated with two different isolates of the fungi

EMF inoculum	Root colonization (%)	
	'Duke'	'Legacy'
No inoculum (control)	1.4 ± 1.0 b ¹	0.5 ± 0.2 a
<i>Hyaloscypha hepaticicola</i>	13.3 ± 6.3 b	9.4 ± 4.7 a
<i>Oidiodendron maius</i>	44.0 ± 11.9 a	14.1 ± 6.2 a
<i>H. hepaticicola</i> + <i>O. maius</i>	8.5 ± 4.8 b	20.2 ± 6.6 a
	Significance	
Cultivar	NS	
EMF inoculum	**	
Cultivar × inoculum	*	

¹ Means (± 1 SE) followed by a different letter within a cultivar are significantly different at $P \leq 0.05$ (Tukey's test). NS, *, ** — non-significant or significant at $P \leq 0.05$ or 0.01, respectively.

Conclusion

Despite the short duration of the present study, we observed a higher concentration of N (nitrogen) in the leaves when the 'Duke' was inoculated with *O. maius*, which was the only treatment that increased root colonization by ErMF in the cultivar. However, we did not observe any immediate benefits of ErMF on shoot or root growth in the 'Duke' or 'Legacy'. In fact, the inoculation with the ErMF isolates and their mixture resulted in less fresh shoot biomass in 'Duke' and less fresh root biomass in both cultivars.

Furthermore, *O. maius* and the mix of *H. hepaticicola* and *O. maius* reduced total root length in 'Duke' and resulted in lower concentrations of K (potassium) in the leaves of 'Legacy'. Further work is needed to determine whether there are any long-term benefits of inoculating highbush blueberry with ErMF.

Acknowledgments

The research was supported by grants from the Shota Rustaveli National Science Foundation of Georgia (Grant No. PHDF-22-410), Bayer Foundation, Institute of Plant Sciences, IBG-2, Forschungszentrum Jülich GmbH, Agricultural University of Georgia, and LLC 'Blue Bash'. We sincerely thank Dr. Martin Vohník for providing valuable references and for his constructive comments and suggestions, which helped improve the quality of the manuscript. We also appreciate the valuable feedback provided by the anonymous reviewer for improving the manuscript.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

E. Kiladze: <https://orcid.org/0009-0001-2138-8417>
T. Wojciechowski: <https://orcid.org/0000-0003-3439-2500>
D.R. Bryla: <https://orcid.org/0009-0001-2138-8417>
N. Bitsadze: <https://orcid.org/0000-0002-9883-4323>

REFERENCES

- Albornoz F.E., Kingsley W.D., Lambers H. 2021. Revisiting mycorrhizal dogmas: Are mycorrhizas really functioning as they are widely believed to do? *Soil Ecology Letters*, 3: 73–82. <https://doi.org/10.1007/s42832-020-0070-2>
- Bertolot M., Buffoni B., Mazzarino S., Hoff G., Martino E., Fiorili V., Salvioli Di Fossalunga A. 2024. The importance of mycorrhizal fungi and their associated bacteria in promoting crops' performance: An applicative perspective. *Horticulturae*, 10(12): 1326. <https://doi.org/10.3390/horticulturae10121326>
- Brody A.K., Waterman B., Ricketts T.H., Degraasi A.L., González J.B., Harris J.M., Richardson L.L. 2019. Genotype-specific effects of ericoid mycorrhizae on floral traits and reproduction in *Vaccinium corymbosum*. *American Journal of Botany*, 106: 1412–1422. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1372>
- Bryla D.R., Eissenstat D.M. 2005. Respiratory costs of mycorrhizal associations. In: Lambers H., Ribas-Carbo M. (eds.). *Plant respiration. From cell to ecosystem*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, pp. 207–224.
- Buwalda J.G., Goh K.M. 1982. Host-fungus competition for carbon as a cause of growth depressions in vesicular-arbuscular mycorrhizal ryegrass. *Soil Biology and Biochemistry*, 14(2): 103–106. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(82\)90052-9](https://doi.org/10.1016/0038-0717(82)90052-9)
- Coville F.V. 1910. Experiments in blueberry culture. *U.S. Dept. of Agriculture, Bureau of Plant Industry, Bulletin*, 193: 1–89.
- Derkowska E., Paszt L.S., Dyki B., Sumorok B. 2015. Assessment of mycorrhizal frequency in the roots of fruit plants using different dyes. *Advances in Microbiology*, 5(1): 54–64. <https://doi.org/10.4236/aim.2015.51006>
- International Blueberry Organization. 2023. Global state of the blueberry industry report. Available at: <https://www.internationalblueberry.org/2023-report/>

- Fehrer J., Réblová M., Bambasová V., Vohník M. 2019. The root-symbiotic *Rhizoscyphus ericae* aggregate and *Hyaloscypha* (*Leotiomyces*) are congeneric: Phylogenetic and experimental evidence. *Studies in Mycology*, 92(1): 195–225. <https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.10.004>
- Grelet G.-A., Ba R., Goeke D.F., Houlston G.J., Taylor A.F.S., Durall D.M. 2017. A plant growth-promoting symbiosis between *Mycena galopus* and *Vaccinium corymbosum* seedlings. *Mycorrhiza*, 27: 831–839. <https://doi.org/10.1007/s00572-017-0797-5>
- Hetrick B.A.D. 1991. Mycorrhizas and root architecture. *Experientia*, 47: 355–362. <https://doi.org/10.1007/BF01972077>
- Kalt W., Cassidy A., Howard L.R., Krikorian R., Stull A.J., Tremblay F., Zamora-Ros R. 2020. Recent research on the health benefits of blueberries and their anthocyanins. *Advances in Nutrition*, 11(2): 224–236. <https://doi.org/10.1093/advances/nmz065>
- Koide R.T. 1985. The nature of growth depressions in sunflower caused by vesicular-arbuscular mycorrhizal infection. *New Phytologist*, 99(3): 449–462. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1985.tb03672.x>
- Martino E., Morin E., Grelet G., Kuo A., Kohler A., Daghighi S., Barry W.K., Cichocki N., Clum A., Dockter B.R., Hainaut M., Kuo C.R., LaButti K., Lindahl D.B., Lindquist A.E., Lipzen A., Khouja R.H., Magnuson J., Murat C., Ohm A.R., Singer W.S., Spatafora W.J., Wang M., Veneault-Fourrey C., Henrissat B., Grigoriev V.I., Martin M.F., Perotto S. 2018. Comparative genomics and transcriptomics depict ericoid mycorrhizal fungi as versatile saprotrophs and plant mutualists. *New Phytologist*, 217(3): 1213–1229. <https://doi.org/10.1111/nph.14974>
- Nagel K.A., Putz A., Gilmer F., Heinz K., Fischbach A., Pfeifer J., Faget M., Blossfeld S., Ernst M., Dimaki C., Kastenholz B., Kleinert A.-K., Galinski A., Scharr H., Fiorani F., Schurr U. 2012. GROWSCREEN-Rhizo is a novel phenotyping robot enabling simultaneous measurements of root and shoot growth for plants grown in soil-filled rhizotrons. *Functional Plant Biology*, 39(11): 891–904. <https://doi.org/10.1071/FP12023>
- Peng S.B., Eissenstat D.M., Graham J.H., Williams K., Hodge N.C. 1993. Growth depression in mycorrhizal citrus at high phosphorus supply. *Plant Physiology*, 101(3): 1063–1071. <https://doi.org/10.1104/pp.101.3.1063>
- Perotto S., Daghighi S., Martino E. 2018. Ericoid mycorrhizal fungi and their genomes: another side to the mycorrhizal symbiosis? *New Phytologist*, 220(4): 1141–1147. <https://doi.org/10.1111/nph.15218>
- Protzman E. 2021. *Blueberries around the globe — past, present, and future*. International Agricultural Trade Report. Available at: https://fas.usda.gov/sites/default/files/2021-10/GlobalBlueberriesFinal_1.pdf
- Retamales J.B., Hancock J.F. 2018. *Blueberries*. 2nd ed. Boston, Massachusetts, USA: CABI, 413 pp.
- Scagel C.F. 2005a. Inoculation with ericoid mycorrhizal fungi alters fertilizer use of highbush blueberry cultivars. *HortScience*, 40(3): 786–794. <https://doi.org/10.21273/hortsci.40.3.786>
- Scagel C.F. 2005b. Inoculation with ericoid mycorrhizal fungi alters root colonization and growth in nursery production of blueberry plants from tissue culture and cuttings. *Small Fruits Review*, 4(4): 113–135. https://doi.org/10.1300/J301v04n04_11
- Scagel C.F., Wagner A., Winiarski P. 2005. Frequency and intensity of root colonization by ericoid mycorrhizal fungi in nursery production of blueberry plants. *Small Fruits Review*, 4(4): 95–112. https://doi.org/10.1300/J301v04n04_10
- Smith S.E., Read D.J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. 3rd ed. New York: Academic Press, 800 pp.
- Stebbins R.L., Wilder K.L. 1988. *Leaf analysis of nutrient disorders in tree fruits and small fruits*. Oregon State University Extension Service, OSU Extension Catalog: FS 118. Available at: <https://extension.oregonstate.edu/catalog/pub/ec-628-guide-collecting-soil-samples-farms-gardens>
- Taylor J., Harrier L. 2000. A comparison of nine species of arbuscular mycorrhizal fungi on the development and nutrition of micropropagated *Rubus idaeus* L. cv. Glen Prosen (Red raspberry). *Plant and Soil*, 225: 53–61. <https://doi.org/10.1023/A:1026519431096>
- Tsintsadze S., Bobokashvili Z. 2023. Peculiarities of development of phenological phases of some new introduced cultivars of blueberry (*Vaccinium corymbosum*) in Georgia (Guria Region). *Electronic Journal of Biology*, 19(5): 1–8. Available at: <https://ejbio.imedpub.com/articles/peculiarities-of-development-of-phenological-phases-of-some-new-introduced-cultivars-of-blueberry-ivaccinium-corymbosum-i-l-in-geo.php?aid=51769>
- Villarreal-Ruiz L., Neri-Luna C., Anderon I.C., Alexander I.J. 2012. In vitro interactions between ectomycorrhizal fungi and ericaceous plants. *Symbiosis*, 56: 67–75. <https://doi.org/10.1007/s13199-012-0161-7>
- Vohník M. 2020. Ericoid mycorrhizal symbiosis: theoretical background and methods for its comprehensive investigation. *Mycorrhiza*, 30: 671–695. <https://doi.org/10.1007/s00572-020-00989-1>
- Walker C. 2005. A simple blue staining technique for arbuscular mycorrhizal and other root-inhabiting fungi. *Inoculum*, 56: 68–69.
- Wei X., Zhang W., Zulfiqar F., Zhang C., Chen J. 2022. Ericoid mycorrhizal fungi as biostimulants for improving propagation and production of ericaceous plants. *Frontiers in Plant Science*, 13: 1027390. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1027390>

Інокуляція лохини високорослої (*Vaccinium corymbosum*: *Ericaceae*) ерикоїдними мікоризними грибами за короткий термін культивування в контрольованих умовах у ризотронах не дає переваг

Е. КІЛАДЗЕ¹, Т. ВОЙЦЕХОВСЬКІ², Д.Р. БРАЙЛА³, Н. БІЦАДЗЕ¹

¹ Аграрний університет Грузії, Тбілісі, Грузія

² Інститут рослинних наук, Юліх, Німеччина

³ Міністерство сільського господарства США, Корваліс, Орегон, США

Реферат. Ерикоїдні мікоризні гриби покращують засвоєння поживних речовин лохиною високорослою (*Vaccinium* sp.), проте невідомо, чи інокуляція рослин цією мікоризою дійсно має позитивний ефект. Вплив інокуляції двома ізолятами (*Hyaloscypha hepaticicola* та *Oidiodendron maius*), окремо й разом, на ріст і розвиток коренів культиварів 'Duke' і 'Legacy' лохини високорослої (*Vaccinium corymbosum* s. l.) вивчали впродовж 40-денного культивування в ризотроні. Інокуляція грибами підвищила концентрацію азоту в листках рослин сорту 'Duke', а також було зафіксовано зменшення біомаси коренів у сорту 'Legacy' порівняно з неінокульованими рослинами. Загальна довжина коренів рослин сорту 'Duke' була нижчою після інокуляції *O. maius* або комбінованим інокулятом, а концентрація калію в листках сорту 'Legacy' знизилася у випадку з *H. hepaticicola* або комбінованим інокулятом. Ці результати свідчать про відсутність короткострокових переваг від інокуляції лохини високорослої мікоризою за наведених умов. Необхідні подальші дослідження для оцінки потенційного довгострокового ефекту та оптимізації процесу інокуляції.

Ключові слова: архітектура кореня, біомаса рослин, мікоризна колонізація, поглинання поживних речовин, *Vaccinium corymbosum*



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.098>

RESEARCH ARTICLE

Distribution and conservation status of *Ligularia sibirica* (Asteraceae) in Europe, with special reference to Ukraine

Yuriy KOBIV * , Ivan DANYLYK 

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine,
4 Kozelnytska Str., Lviv 79026, Ukraine

*Author for correspondence: ykobiv@gmail.com

Abstract. Based on our thorough analysis of bibliographical and herbarium data and field surveys of historical and existing localities of *Ligularia sibirica*, a detailed map of its distribution in Europe is presented, which significantly supplements and clarifies the previous information, particularly concerning Ukraine, Poland, and partly Russia. The distribution and status of the species in each European country within its range is described. A special map is also provided for Ukraine, where the species has suffered the greatest decline. In some regions, *L. sibirica* as a relic boreal species is endangered and has been undergoing decline and extirpation at least since the 19th century. The main threat factors are climate changes and anthropogenic activity, particularly the drainage amelioration of wetlands. Adverse consequences of climate changes mostly concern localities in the plain terrain south-westwards from the boreal zone. In general, mountain populations demonstrate better persistence because the colder and wetter climate conditions in the mountains are more favorable for *L. sibirica*.

Keywords: boreal species, climate change, drainage amelioration, extinction, locality, relict species

Introduction

Ligularia sibirica (L.) Cass. (Asteraceae/Compositae) is a boreal Euro-Siberian species with a rather wide geographical distribution in Eurasia. It occurs mostly in the boreal zone eastwards from the Gulf of Finland throughout the northeast of the European part of Russia and Siberia further to the Far East (Meusel, Jäger, 1992). South-westwards from that area in Europe, the species is very rare and occurs only in small, isolated localities in Estonia, Latvia, Ukraine, Poland, Slovakia, Czechia, Romania, Hungary, Austria, Bulgaria, Croatia, and France.

Ligularia sibirica is included in the Red Lists and Red Data Books of these countries. It is also listed in Appendix I of the Bern Convention (Convention..., 1979) for strictly protected flora species, Annex II of the Habitats Directive of the Council of European Communities (Council Directive..., 1992) for the species of community interest whose conservation requires the designation of special areas of conservation, and Annex IV of that Directive for species of community interest in need of strict protection.

The species also occurs in the Great and Lesser Caucasus. Its rarity, coupled with its noticeable ornamental habit, makes *L. sibirica* an excellent flagship

ARTICLE HISTORY. Submitted 22 December 2024. Revised 04 March 2025. Published 14 April 2025

CITATION. Kobiv Y., Danylyk I. 2025. Distribution and conservation status of *Ligularia sibirica* (Asteraceae) in Europe, with special reference to Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(2): 98–114. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.098>

© 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/>)

species to promote the conservation of wetlands that harbor many other endangered plant species.

Existing maps of the species' geographic range (Hultén, Fries, 1986; Meusel, Jäger, 1992; Liu et al., 1994; Hendrych, 2003; Piękoś-Mirkowa, Mirek, 2003) and descriptions of its distribution in Europe (Kukk, 2003; POWO, 2024–onward) differ significantly, which is caused mostly by non-comprehensive and incomplete chorological data and by inconsistencies in the taxonomic circumscription of that species (see below). Our study is supposed to clarify the current distribution pattern of *L. sibirica* in the European subcontinent and, based on the historical data from literature and herbaria, to evaluate the trends in its spatiotemporal changes. Special attention has been paid to the species' distribution and the status of its populations in Ukraine, where it apparently has undergone the most severe decline. Besides, the Ukrainian localities, both existing and historical, are of special biogeographical interest because they can be regarded as milestones of the past east-to-west colonization route(s) and have an intermediate position between the plains in the boreal zone in the east and mostly mountainous habitats in the west. As *L. sibirica* is considered relict beyond the boreal zone (Šmídová et al., 2011), studying the distribution of its extant and extinct populations with regard to habitat conditions helps to reveal the limits of the species' ecological niche and identify the most vulnerable populations. Their response to anthropogenically and naturally driven changes in the habitats allows to predict the prospects for survival under different management scenarios (Hampe, Jump, 2011).

The aim of this study is to revise and summarize the knowledge about the distribution patterns of *L. sibirica* in Europe and to prepare a detailed and comprehensive map, to reveal and explain the causes of local extinction or decline, particularly in Ukraine and, hopefully, to understand how to mitigate these processes.

Materials and Methods

Study species

Ligularia sibirica is a short-rhizomatous tall-herb perennial hygrophytic species. Flowering plants are 60–180 cm high (Fig. 1). The populations are sustained by seed reproduction; therefore, a sufficient number of flowering individuals, successful germination of seeds, and further development of seedlings are crucial for effective recruitment. Efficient



Fig. 1. Habit of *Ligularia sibirica* in the Chornohora Mts, Ukrainian Carpathians



Fig. 2. Open microsite suitable for seed replenishment of *Ligularia sibirica* at the source of a travertine stream in the Chornohora Mts, Ukrainian Carpathians

replenishment of populations implies the existence of suitable microsites, i.e. open, unshaded patches (Kobiv, 2005; Nobis, 2012), which may harbor developing seedlings or immature plants (Fig. 2).

Because rhizomatous growth is slow, clonal reproduction is uncommon for the species, though rhizome fragmentation (i.e. splitting) may occur in old individuals (Kukk, 2003; Kobiv, 2005; Evstigneev, Kharlampieva, 2014). Nevertheless, such disintegration is not accompanied by any rejuvenation and, therefore, does not prolong the life span of a genet.

In natural habitats, flowering usually begins in 4–5-year-old individuals. Despite the possible temporary cessation of the flowering ability, the life cycle is unidirectional and lasts about 10 years (Kukk, 2003; Kobiv, 2005; Evstigneev, Kharlampieva, 2014). Stunted individuals in unfavorable ecological conditions (e.g. overshadowing or overdrainage) are often unable to flower (Olaczek, 2014).

Ligularia sibirica is calcicolous and has a strong affinity to hygrophytic habitats — alkaline fens, peatlands, spring-water mires, and wet forests, particularly from the class *Alnetea glutinosae*. During the vegetative season, it requires rather constant groundwater level, preferably 4–7 cm below the soil surface. Summer droughts or drainage amelioration are adverse to its vitality and cause the rapid decline of populations. There are literature data (Mânzu et al., 2013) that *L. sibirica* markedly prefers coldwater habitats. The species is also rather heliophilic but tolerates semi-shade as well (Heinken-Šmídová, Münzbergová, 2012; Olaczek, 2014). However, in the shaded forest understory, the plants are stunted. Though *L. sibirica* is a tall-herb species, it is poorly competitive (Trojecka-Brzezińska, Nobis, 2024) and prone to replacement by other forbs (e.g. *Solidago canadensis* L.), shrubs (*Salix* spp.), trees (*Betula* spp., *Pinus sylvestris* L.), or graminoids that form dense stands (*Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Schoenus ferrugineus* L.) and encroach in the course of vegetation succession triggered by land abandonment (e.g. cessation of mowing or grazing) or climate warming.

The combination of all these ecological requirements — hygrophytic conditions with a rather constant groundwater level, cold-water supply, alkaline soil, sufficient insolation, and gaps in vegetation suitable for seedling recruitment — makes *L. sibirica* a highly stenotopic species. In addition, it is not expansive, i.e., it does not readily colonize adjacent suitable habitats. Though the achenes are equipped with a pappus, which is supposed to facilitate anemochory, particularly in the family

Asteraceae (Costas et al., 2024), the seedlings usually emerge close to the parental plants (Kobiv, 2005; Heinken-Šmídová, Münzbergová, 2012). Apparently, these biological characteristics of *L. sibirica* impose limitations on its past and current distribution.

Literature data on the germination rate differ significantly and show that the bulk of seeds germinates within 1.5–8 weeks after sowing *in vitro* (Fomina, 2016; Cișlariu et al., 2018; Budisavljević et al., 2021). It was established that a small percentage of seeds can maintain their viability for two years in the soil seed bank, as can some ‘dormant adults’ without any above-ground organs (Heinken-Šmídová, Münzbergová, 2012; Puchalski et al., 2014).

Altogether, this implies that after the cessation of flowering due to unfavorable changes in a population or its habitat, most probably it is doomed to rapid decline or even extinction.

Ligularia sibirica sensu lato exhibits significant polymorphism in its pubescence, height, number of capitula, shape of the leaves, and their edge (Krylov et al., 1949), which gave reasons to describe a range of taxa of different taxonomic ranks. For instance, based on the narrow species concept used in the *Flora of the USSR* (Kirpicznikov, 1969), which almost does not recognize any infraspecific categories and does not imply broad within-species variation over a large geographic range, the Soviet authors (Minderova, 1957, 1962; Poyarkova, 1961) distinguished the following closely related species in Europe: *L. lydiae* Minderova, *L. arctica* Pojark., *L. subsagittata* Pojark., and *L. bucovinensis* Nakai. However, later authors (Chater, 1976), including modern Russian botanists (Gubanov et al., 2004; Illarionova, 2009) recognize only *L. sibirica* within the infrageneric section *Ligularia* in Europe but optionally use the subspecies rank, viz. *L. sibirica* subsp. *lydiae* (Minderova) Tzvelev, referring to pubescent plants. Currently, the wide circumscription of *L. sibirica* also prevails in the peri-Caucasian countries (Eric, 1990; Avetisyan, 1995).

Concerning the relict origin of *L. sibirica*, there are paleodata on its occurrence in the Carpathian region already in the late Pleistocene (Stoicovici, 1982), and it is considered a relict of that period (Olaczek, 2014; Szatmari, 2022). However, because the present distribution pattern shows a strong affinity to the boreal climate, in Europe outside the territory of Russia the species is also referred to as

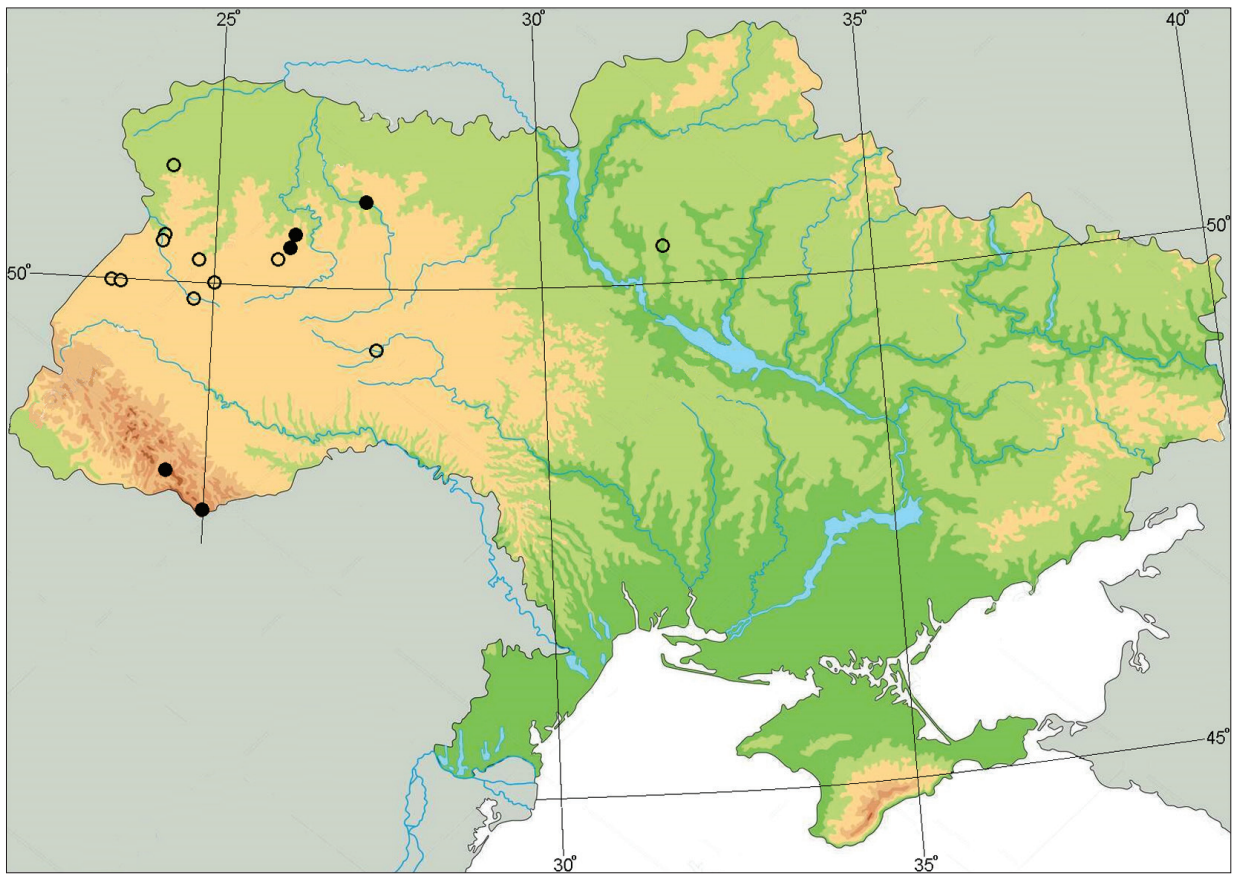


Fig. 3. Distribution of *Ligularia sibirica* in Ukraine: ● — existing localities; ○ — extinct localities

a relict of the early Holocene (Procházka, Pivničková, 1999; Hendrych, 2003; Cișlariu et al., 2018) when appropriate conditions were common to the vast part of today's temperate zone of the continent. Therefore, isolated localities of *L. sibirica* scattered throughout Europe beyond Russia are considered remnants of once larger populations (Šmídová et al., 2011).

Data collection

The study involved an extensive survey of bibliographic and herbarium data on the distribution of *Ligularia sibirica*. Herbarium vouchers of that species were studied in the KRAM, KW, LW, LWS, W, and WU herbaria (acronyms follow *Index Herbariorum*: Thiers, 2024–onward), as well as in other collections using online virtual herbaria databases, viz. JACQ (<https://www.jacq.org>) and GBIF (<https://www.gbif.org>).

A considerable amount of literature concerning the distribution of *L. sibirica* was analyzed. It includes articles on the species' occurrence in certain countries (Fischer, 1991; Kukk, 2003; Mirek, Piękoś-Mirkowa, 2006; Šmídová et al., 2011; Mânzu et al., 2013; Dítě, Eliáš, 2016; Mânzu, Cișlariu, 2019), national, regional, and local floras (Grossheim, 1934; Sofieva, 1961; *Flora severo-vostoka...*, 1977; Galushko, 1980; Tabaka et al., 1988; Avetisyan, 1995; Poluyanov, 2005; Mayevskiy, 2014), relevant Red Data Books and Red Lists (Andriyenko, 1996; Procházka, Pivničková, 1999; Kobiv, 2009; Demakhina, 2014; Olaczek, 2014; Bancheva, 2015; Schratt-Ehrendorfer et al., 2022), etc.

The sites in Ukraine where *L. sibirica* has been previously reported were surveyed in 2006–2024 to check the current status of populations. The species' localities were also visited in Poland in 2022–2023 during the seminars organized by the *Nature and Man Foundation*.

Botanical nomenclature mainly follows *Plants of the World Online* (POWO, 2024–onward).

Results and Discussion

Distribution of *Ligularia sibirica* in Ukraine

Most of the Ukrainian localities of *Ligularia sibirica* (both historical and present) lie in the west of the country (Fig. 3), which is explained by more humid climate conditions in that territory (Natsionalnyi atlas..., 2007).

In spatial terms, the Ukrainian localities of *L. sibirica* can be roughly subdivided into those occurring in the plain or mountainous parts of the country (Fig. 3). The first group of localities lies mostly in Volyno-Podillya (often Latinized as Volhyno-Podolia), a territory with mainly wavy and hilly landscapes.

The northernmost data on the species occurrence in Ukraine come from the Volyn' Region (Volyn'ska Oblast) ca. 10 km to the north of the town of Volodymyr (earlier known as Volodymyr-Volynskiy). It is evidenced by two vouchers gathered in the closely located sites: near Zamosty and Verba villages in the mossy fens and alder carrs. Both specimens were collected back in the late 19th century by the renowned botanists Paczowski (KW025751) and de Montresor (KW6443-6), while the latter author noted on the herbarium labels that *L. sibirica* was very rare already at that time. Later, Minderova (1957) used his vouchers to describe "*Ligularia ucrainica*", a microspecies that has not been recognized by other authors. These findings, which are the only available for the Volyn' Region, have never been confirmed further and because that area has later undergone drainage amelioration, most probably the species has gone extinct there (Andriyenko, 1996; Kobiv, 2009).

Another cluster of historical localities lies in the Lviv Region eastwards from the town of Sheptytskiy (formerly known as Chervonohrad and Krystynopol) between Potorytsia, Pozdymyr, and Volsvyn villages. These data date back to the 19th — early 20th centuries and are documented by herbarium vouchers collected by Rehmann (KRAM178603, KRAM178607-09, WU s. n.) and an article by Wróblewski (1917), which describes the habitat of *L. sibirica* as a damp alder carr. Though the species was mentioned from several closely located sites, we failed to confirm its current occurrence there during our recent surveys of that area, which implies its extinction because of past amelioration.

The next cluster comprises localities near the villages of Shklo, Stavky, and the town of Ivano-Frankove (former Yaniv) in Lviv Region located about 15 km apart from each other. They are evidenced by Tomaszek (1859) and herbarium vouchers gathered in the middle of the 19th century (LW127549, LW127553-5, LW127556, LWS99880-1, LWS99886, KW02572, WU s. n.), whose labels refer to wetlands. These findings have never been confirmed later, and because of the frequent botanical surveys of the area it is suggested that the species is long-extinct there. The wetland locality near Ivano-Frankove is well known as a habitat of other rare and threatened hygrophytic species and belongs to Roztochia Nature Reserve now (Soroka, 2004).

Another cluster of historical localities was also confirmed by herbarium vouchers (LWS99883-5), gathered in the middle of the 19th century in two wetland localities near the village of Lopatyn, Lviv Region. Later, that area was drained and subjected to peat excavation, therefore *L. sibirica* has apparently gone extinct there.

One more species' historical locality in Lviv Region was situated ca. 6 km westwards from the town of Brody. It was mentioned by Motyka (1947) and evidenced by herbarium vouchers from 1937 (LW12550, LW12552). The habitat was described as a moist oak and hornbeam forest with gyttja soil at the calcium-rich water outflow. The population was low-numbered already at that time (Motyka, 1947) and our survey of that area proved that most probably it has not survived.

There is also a mention of the occurrence of *L. sibirica* near the village of Pidlyssya, Zolochiv District, Lviv Region (Kagalo, 2012), referring to the herbarium record from the 1970s, which, however, has been lost and therefore these data are unverified. Former wetlands near that village have been severely drained, which implies that the species' persistence in that area is highly unlikely.

The largest cluster of localities lies near the town of Ostroh (Rivne Region) at the edge of three physiographic regions: the Volynian Upland, Lesser (Male) Polissya Plain, and Podolian Upland. It is a biodiversity hotspot that harbors many rare and threatened vascular plant species (Melnik et al., 2001) included in the *Red Data Book of Ukraine* (Red Data Book..., 2009). Some of them, similarly to *L. sibirica*, are both calcicole and hygrophilic, e.g. *Cladium mariscus*, *Carex buxbaumii* Wahlenb., *C. davalliana* Sm., *C. hostiana* DC., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó,

Epipactis palustris (L.) Crantz, *Iris sibirica* L., *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Pinguicula vulgaris* L., *Schoenus ferrugineus*, *Swertia perennis* L., *Betula humilis* Schrank, *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Saxifraga hirculus* L., and *Salix starkeana* Willd. Notably, the latter four species have also a boreal affinity (Meusel, Jäger, 1992). That cluster consists of three patches of distribution of *L. sibirica*. The westernmost one lies at the very border between the Rivne and Ternopil Regions ca. 4 km west of Ruska Huta village, Kremenets District. In the first half of the 20th century, it was documented by a herbarium record (LW127551) while the locality was described by Motyka (1947) as the edge of a peat fen, and according to him the species was scarce there already at that time. We found out that this habitat was destroyed due to massive peat excavation in that area.

Another locality from that cluster is situated about 20 km north-westwards of the previous one near the village of Derman in the significantly drained calcareous peatland, which now belongs to the Derman-sko-Mostivskyi Regional Landscape Park (Andriyenko, Antonova, 1986; Andriyenko, Pryadko, 2001; KW009335). The population inhabiting the edge of that peatland was quite viable in the 1980s (Andriyenko, Antonova, 1986) but according to our observations, it has declined considerably during the last decades and is on the brink of extinction now.

The largest existing Ukrainian population of *L. sibirica* belongs to the same cluster and lies about halfway between the two mentioned sites between the villages of Mosty, Bushcha, and Illyashivka in the Derman-Ostroh National Nature Park. That entity can be best referred to as a metapopulation, i.e. a group of local populations inhabiting nearby but spatially disconnected patches with similar ecological conditions required by *L. sibirica*, i.e. calcareous wetlands. Thus, the species is scattered in two wetland parts of the Derman-Ostroh National Nature Park, namely in the Zbytnyky River Floodplain and Bushchanskyi Botanical Reserves. The distribution of *L. sibirica* is highly discontinuous and the patches where it occurs are situated up to about 2.5 km apart from each other. The species' occurrence there is documented by literature (Andriyenko, Antonova, 1986; Andriyenko et al., 2012; Pryroda..., 2015; Golovko et al., 2020) and herbarium (LW215472, KW025744, KW096184, LWS113020) data. Here *L. sibirica* is distributed in calcareous fens, which undergo gradual overgrowth with shrubs and trees



Fig. 4. Encroachment of shrubs and trees into the habitat of *Ligularia sibirica* in the Derman-Ostroh National Nature Park, Ukraine

after the abandonment of land use (Fig. 4). That metapopulation includes several thousand flowering plants (Golovko et al., 2020) distributed within the patches with a total area of above 200 ha. Apparently, its size is the largest among the lowland European localities beyond Russia.

One more record comes from the east of Rivne Region at the edge of Zhytomyr Polissya. It is evidenced by herbarium vouchers (KW138861, KW138863) gathered in the grassland on the bank of the Pereveznia River. Though the vouchers date from 1997, they were added to the KW herbarium quite recently; therefore, the current status of the population remains unknown.

The southernmost locality within the plain part of Ukraine was reported at the end of the 19th century by Schmalhausen (1897) from Podillya between the towns of Medzhybizh and Lityn, Kmnelnystskyyi



Fig. 5. Distribution of *Ligularia sibirica* in Europe: ● — existing; ○ — extinct; □ — introduced localities; ? — status unknown

Region. Its exact location remains unknown, and the species has never been confirmed in that area later. As the climatic conditions are distinctly drier there in comparison with the rest of the localities (Natsionalnyi atlas..., 2007), it is hardly unlikely that *L. sibirica* could have survived the ongoing global warming in that site; therefore, it is considered extinct (Andriyenko, 1996; Kobiv, 2009).

The easternmost Ukrainian locality, which is also the only one in the Left-Bank part of Ukraine (east of the Dnipro River) is documented by the herbarium specimen (MW0248941) collected in 1848 near the town of Yahotyn, which now belongs administratively to Kyiv Region. It has never been confirmed later and most probably is long-extinct.

In Ukraine, *L. sibirica* occurs also in the Carpathians (Fig. 3). Its mountain populations are separated from the plainland group of localities by an over 200 km disjunction. However, they are located rather close, i.e. 15–65 km from the nearest habitats of *L. sibirica* in Romania (Mânzu et al., 2013). One of the Ukrainian mountain localities is situated near the village of Lazeshchyna in Zakarpattia (Transcarpathian) Region on the southern slope of the Chornohora Range. In 2001 that population included about 1500 generative individuals, inhabited several tufa-forming springs, and stretched along the travertine stream within the altitude of 915–1000 m a.s.l. (Kobiv, 2005). Unfortunately, later that area was subjected to massive clear-cutting, which

almost destroyed the habitat. As a result, only the remnants of that population have survived, which comprise about 40 generative individuals located in an area of ca. 200 m². Despite the lack of limestone bedrock in the Chornohora Mts, there are some calciferous streams where CaCO₃ is washed out from the deeper rocks. That results in the deposition of travertine on the surface near the springs and further downstream. That significantly alkalizes the soil, whose pH(H₂O) value exceeds 7.0, which enables suitable conditions for *L. sibirica* (Kobiv, 1999, 2005). Annex I of the Habitats Directive 92/43/EEC (Council Directive..., 1992) and later documents of the European Commission (Interpretation manual..., 2013) assign priority conservation status to that type of habitats — 7220* Petrifying springs with tufa formation (*Cratoneurion*).

Another Carpathian locality is in the Chernivtsi Region, namely in the Chyvychny Mts (which belong to the Marmarosh Massif) near the village of Sarata, a few kilometers from the border with Romania. The species occupies two nearby habitats in the river valley at the Bilyi Potik Stream (KW025752, KW139174). These wetland patches are also related to the calcium-rich stream (Chorney, 1999; Chorney et al., 2008). The site is included in the Cheremosh National Nature Park; therefore the population is not threatened.

Distribution in other European countries

The most westward outposts of *Ligularia sibirica* in Europe are located in the mountains of France (Fig. 5), namely in the East Pyrenees, Massif Central, and Morvan where over 30 localities have been documented (Bensettiti et al., 2002). In the former two mountain systems, some populations are rather large-sized, and the species occurs mostly within 1000–1200 m a.s.l. (Danton, Baffrae, 1995; Bensettiti et al., 2002); however, it reaches 1400–1500 m a.s.l. in the Pyrenees (Meusel, Jäger, 1992). In several stations, mostly in the Massif Central, extinctions have been reported (Bensettiti et al., 2002). In the Morvan Mts (Burgundy), the species is very scarce and occurs in a single locality at ca. 350 m a.s.l. (Bugnon, 1952; Bensettiti et al., 2002).

The main non-Boreal European region of the species' distribution is associated with the mountains of Central and Central-East Europe in Czechia, Slovakia, Poland, Hungary, Romania, and Ukraine.

In Czechia, *L. sibirica* occurs in a single locality in the Šumava Mts at 730 m a.s.l. and in two clusters at the foothills of the Western Sudetes at 215–260 m a.s.l. (Hendrych, 2003; Heinken-Šmídová, Münzbergová, 2012).

The only Austrian locality is situated in the low-mountain area of the North-Eastern Prealps (nordöstlichen Voralpen) in Lower Austria (Niederösterreich) at 420 m a.s.l. Though *L. sibirica* is included in the country's Red List (Schratt-Ehrendorfer et al., 2022), a thorough analysis of all the existing data proves that most probably the species is not native there (Fischer, 1991).

In Slovakia, the species occurs in three regions of the Western Carpathians, viz. the Nízke Tatry, Slovenský Raj, and Bachureň within 400–1000 m a.s.l. In one of them, Slovenský Raj, its populations are rather large-sized and form a cluster of several localities (Šmídová et al., 2011; Heinken-Šmídová Münzbergová, 2012; Dítě, Eliáš, 2016).

In Poland, five localities were known in the plain terrain of the central-southern and eastern parts of the country. Two more stations have been reported from the foothills of the Tatra Mts, Western Carpathians; however, one of them (in the Zakopane Depression) went extinct in the 20th century (Nobis, 2012). Most of the remaining Polish populations are low-numbered and prone to decline (Mirek, Piękoś-Mirkowa, 1989, 2006). Because the Polish and Slovak West-Carpathian localities are only about 40 km away from each other, they can be treated as the same group.

In addition, we discovered a previously overlooked herbarium specimen of *L. sibirica* (W0276340), collected in 1841 near the town of Stargard in Pomerania, now NW Poland (Fig. 6). Originally misidentified as "*Heloseris palustris* Rchb." (= *Tephroseris palustris* (L.) Schrenk ex Rchb.), it was distributed by O.C. Schramm as an exsiccate of that species. Noteworthy, other vouchers of the same exsiccate issue kept in the B, BR, K, L, and WAG herbaria do belong to *T. palustris*. Their digitized images are accessible online in JACQ (<https://www.jacq.org>) and GBIF (<https://www.gbif.org>) virtual herbaria databases. Both species, *Ligularia sibirica* and *Tephroseris palustris*, occur in peatlands, and the labels on corresponding vouchers say that they came from a peat-cutting site, which might imply that they grew together, and because of their mutual resemblance, the collector confused *L. sibirica* with *T.*



Fig. 6. A newly discovered herbarium specimen (W0276340) of *Ligularia sibirica* from Pomerania, NW Poland

palustris in at least one of his herbarium samples. However, the date on all these herbarium vouchers, viz. “the end of May” corresponds to the flowering period of *T. palustris*, while *L. sibirica* produces generative shoots about 1–1.5 months later, therefore, the collection date of the above-mentioned specimen is hardly correct, though there is no reason to doubt the place of its origin, because the collector, O.C. Scramm lived and worked in Western Pomerania at that time (Breitfeld et al., 2020). Moreover, calcareous fens, which are suitable habitats for *L. sibirica*, are situated near Stargard (Sotek, 2010); therefore, the species’ occurrence there (at least in the past) seems very likely. However, the current status of that population is unknown (Fig. 5).

The only Hungarian population was situated at the north-eastern edge of the Pannonian Basin about 70 km from the Romanian Carpathians at an unusually low altitude (about 140 m a.s.l.), which is the lowest among the non-boreal localities of *L. sibirica* in Europe. Though it occurred in the long-protected area of the Bátorliget mire, the species went extinct there in the middle of the 20th century. The attempt of its reintroduction from Slovakia in the 1980s failed (Papp, Dudas, 1989; Papp, Lesku, 1998; Király, 2007).

Romania is the only country in the non-boreal territory of Europe where *L. sibirica* is not very rare. Thus, about 120 populations are documented and mapped in that country (Mânzu, Cişlariu, 2019). Almost all of them refer to the territory of the Eastern and Southern Carpathians, and some of them form clusters. In the Romanian Carpathians, the species occurs at the vast altitudinal range within 400–2100 m a.s.l. (Meusel, Jäger, 1992) in a wide spectrum of plant communities (Matei, 2014). There is also a record from the Transylvanian Basin and another one from the plain terrain at the eastern foothills of the Carpathians (Mânzu et al., 2013).

Ligularia sibirica is known in two countries of the Balkan Peninsula. One of its stations is situated in the Plitvice Lakes National Park in the Dinarides, Croatia, at 660 m a.s.l. (Stančić et al., 2010). There are also two localities in the Pirin Mts in Bulgaria at 1140 and 1400 m a.s.l. (Bancheva, 2015). These Balkan outposts are significantly separated from the rest of the European stations. The Bulgarian localities, along with the Caucasian ones, are the southernmost known records of the species in Europe.

Ligularia sibirica also occurs in the Baltic countries Latvia and Estonia where it is rare, low-numbered, and prone to extinction. Thus, in Latvia, it was found only in the northern and eastern parts of the country (Tabaka et al., 1988), while in Estonia, the species has survived in merely 8 out of 18 previously documented localities (Kukk, 2003).

Distribution of *L. sibirica* in the boreal part of the European Russia is usually referred to and pictured as continuous (Meusel, Jäger, 1992; Liu et al., 1994; Piękoś-Mirkowa, Mirek, 2003; Šmídová et al., 2011), which might imply that the species is quite common throughout that part of its range. However, it contains significant gaps, especially at its edge. Thus, the species is rather rare and included in the local Red Data Books of the Murmansk, Leningrad, Pskov, Novgorod, Bryansk, Tver, Moscow, Ivanovo, Yaroslavl’, Kostroma, Vologda, Kirov, and Ulyanovsk regions, which also concerns the Republics of Mari El, Chuvashia, Tatarstan, and Udmurtia in the Russian Federation.

It is worth mentioning that *L. sibirica* has gone extinct in the Kursk and Oryol regions of Russia (Yelenevskiy, Radygina, 1997; Poluyanov, 2005; Mayevskiy, 2014), i.e. at the southern edge of its distribution (Fig. 5), where it was documented in literature (Schmalhausen, 1897) and by herbarium specimens collected over 100 years ago (MW0248896-7, MW0248899, MW0248900-3). The species does not occur in the Voronezh, Saratov, Ryazan’, Lipetsk, Kaluga, and Samara regions, as well as in the Republic of Mordovia, which shows that it is far from being common across the European part of Russia.

In the north of Russia beyond the boreal zone, *L. sibirica* occurs also near the coast of the Arctic Ocean and its northernmost localities reach the 69th N parallel (Fig. 5), i.e. its range slightly extends into the Arctic tundra (Demakhina, 2014).

A disjunct part of the species’ range lies in the Caucasian Mountains (Fig. 5) where *L. sibirica* is rather common in the subalpine wetlands throughout most of the mountain massifs in the Great and Lesser Caucasus (Grossheim, 1934; Sofieva, 1961) and reaches 3300 m a.s.l. (Galushko, 1980). The species occurs in Krasnodar Krai and in all the North-Caucasian republics of the Russian Federation (Galushko, 1980), as well as in Georgia / Sakartvelo, Armenia / Hayastan, and Azerbaijan. In addition, the species’ range slightly extends into the Kars Province of Turkey (Erik, 1990).

Distribution patterns of *Ligularia sibirica* in Europe

A general outlook on the species' distribution in Europe shows that it is highly disjunctive (Fig. 5). Its localities scattered beyond the boreal zone, i.e. south-westwards of Russia and the Baltic states (Latvia and Estonia), can be roughly divided into two groups: those associated with either plain or mountainous terrain. It is noteworthy that in the vast territory of the non-boreal part of the Great European Plain, which spans the whole continent from the Atlantic Ocean to the east, *Ligularia sibirica* occurs only in Poland and Ukraine. The disjunction between the existing localities in these countries on the one hand and those in Russia on the other is significant, but the chain of documented extinct stations between them (Fig. 5) implies that they may be treated as the remnants of an ancient colonization route, which might have been connecting these parts of the species' range in the past. The distribution pattern of *L. sibirica* infers that it does not currently inhabit many of the suitable habitats within the perimeter of its dispersal; moreover, its occurrence in Central and Central-Eastern Europe probably was rather limited even in the past periods when the climatic conditions were more favorable for the species.

Relict non-boreal plain-inhabiting European populations of *L. sibirica* are especially vulnerable and prone to decline, by contrast to the mountainous or boreal areas with colder climate and, consequently, lower evapotranspiration, which prevents overdrying of the habitats. In that context, the ongoing climate warming adversely affects the lowland populations because it causes drying up of peatlands and the encroachment of shrubs and trees (Heijmans et al., 2013). However, based on the literature and herbarium data, the decline of these populations can be traced already from the 19th — first half of the 20th century. It could be contributed by the drying trend in the European peatlands during the last centuries (Swindles et al., 2019). It is noteworthy that the verified data on the occurrence of *L. sibirica* in the forest-steppe zone, i.e., under pessimum thermal-humidity conditions in Ukraine and the European part of Russia (Fig. 5), date back to the 19th century, and have never been confirmed later due to their extinction. It concerns the Khmelnytskyi and Kyiv Regions of Ukraine as well as the Kursk and Oryol Regions of Russia. Thus, the documented climate-driven extinctions of *L. sibirica*

have been happening for more than a century. A similar extinction event occurred in the middle of the 20th century to a lowland population in the Pannonian Basin, Hungary (Papp, Lesku, 1998). Recent rapid species' decline and extinction of range-edge populations in the Baltic states (Kukk, 2003) can also be attributed to climate change. Modern studies (Hájek et al., 2022) show that warming causes the shift of the pH niche in *L. sibirica* and some other rare fen species to more basophilic values, which makes them more stenotopic and facilitates their extinction. That could have also contributed to the narrowing of their geographic ranges during past Holocene warmings (Hájek et al., 2022).

Another adverse factor, which has an extremely negative effect on *L. sibirica* is drainage amelioration of the habitats. Its consequences are most evident in Ukraine where the expropriation of land by the state in the Soviet period allowed the implementation of gigantic projects of massive amelioration. That process intensified after World War II and reached an enormous scale in the 1950–1980s (Balashov et al., 1982). It was aimed mostly at increasing the areas of arable land at the expense of the territory, which was “overmoisted” in agricultural terms. Eventually, over 3.3 million ha of such areas were drained in Ukraine (Pankiv, 2008). This concerns mainly the west of the country where most of the historical localities of *L. sibirica* have been previously reported (Fig. 3). For instance, in the most affected Lviv, Rivne, and Volyn' administrative regions the drained lands account for as much as 19.5–23.5 % of their total area. Thus, natural or semi-natural wetlands and humid grasslands have mostly been converted into arable land (Pankiv, 2008). That has been accompanied by the modification and canalization of riverbeds, which resulted in a profound transformation of the floodplains. This caused a huge loss of biodiversity in the west of Ukraine, including the extinction and decline of many populations of *L. sibirica* and other hygrophytic and mesohygrophytic species (Balashov et al., 1982).

The above overview of the historical localities of *L. sibirica* in Ukraine shows that it has died out in 10 such sites, while at least in 6 of them the main cause of extinction was habitat disturbance resulting from drainage amelioration. Four of these extinctions happened in Lviv Region (2 in Sheptytskyi, 2 in Yavoriv, 2 in Zolochiv districts), one in Volyn' Region (Volodymyr District), and one in Ternopil'

Region (Kremenets District). Thus, most extinctions refer to Lviv Region, where the percentage of ameliorated lands (23.5 %) is the highest (Pankiv, 2008). In addition, one of the remaining populations, namely near the village of Derman' (Rivne Region) is currently on the brink of extinction due to intense amelioration of the site. Thus, Ukraine's populations of *L. sibirica* have suffered the severest losses in comparison to other European countries.

It is worth mentioning that the localities of *L. sibirica* are often grouped in clusters, i.e. are situated only a few kilometers apart, which is most evident in the Pyrenees and Massif Central in France (Danton, Baffray, 1995; Bensettiti et al., 2002), Western Sudetes in the Czech Republic (Heinken-Šmídová, Münzbergová, 2012), Western Carpathians in Slovakia (Heinken-Šmídová, Münzbergová, 2012; Dítě, Eliáš, 2016), Lesser Polissya Plain in Ukraine, Pirin Mts in Bulgaria (Bancheva, 2015) and in multiple regions of Romania (Mânzu, Cișlariu, 2019). Such a pattern can be attributed to the past colonization history.

The specificity of the distribution of *L. sibirica* in Europe can be revealed by comparison with the ranges of other relict boreal species with similar habitat requirements, i.e., occurring in alkaline wetlands, e.g. *Betula humilis*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*, and *Saxifraga hirculus*.

In this regard, the geographic range of *L. sibirica* is quite peculiar. Not only is it highly disjoined, but the species' isolated localities occur as far to the west as in the Pyrenees and as far to the south as in the Balkan Peninsula and the Caucasus.

Unlike most European boreal species, *L. sibirica* does not occur in the Scandinavian Peninsula and Finland. Moreover, there was no evidence of the species' occurrence near the southern Baltic coast until the above-reported locality in Pomerania, Poland, which is rather exceptional.

In most countries of Europe beyond the boreal zone, except Poland and Ukraine, *L. sibirica* exhibits a strong affinity to the mountains. Therefore, its distribution in Europe to some extent can be characterized as boreal-montane (boreomontane). The species' localities are scattered in the following European mountain systems: the Pyrenees, Massif Central, Morvan, Šumava, Western Sudetes, Carpathians, Dinarides, Pirin, and Caucasus. However, these localities are very isolated and disjoined and hardly line up in a possible stepwise dispersal route (Fig. 5). For example, there is a considerable

700–900 km long hiatus between the localities in Western and Central Europe, viz. between the mountains in France and in the Czech Republic caused by their absence in the Alps and low mountain massifs of Germany called Mittelgebirge. A possible explanation for the absence of *L. sibirica* in the Alps and peri-Alpine region is the past existence of large Alpine ice shields in that territory in the Pleistocene (Schönschwetter et al., 2005).

The size and viability of the mountain populations does not depend on the distance from the main part of the species' range in the boreal zone. For instance, some outlying populations occurring in the subalpine zone of the Pyrenees and Massif Central in France (Danton, Baffray, 1995; Bensettiti et al., 2002) and the North Caucasus in Russia (Galushko, 1980) are large-sized and prospering, which shows that cold and wet mountain climate is favorable for the species viability.

Conclusion

The geographic range of *Ligularia sibirica* in Europe is highly discontinuous, which is most conspicuous beyond the boreal zone (Fig. 5). Because in that part of Europe the species is considered a Late Pleistocene — Early Holocene relict (Šmídová et al., 2011), significant disjunctions in its current distribution can be attributed to numerous later extinction events. It is noteworthy that even in the main part of the species range, i.e. in the boreal zone, its distribution can be hardly characterized as continuous due to its low colonization ability, stenotopic requirements for cold-water alkalic wetlands, and, consequently, the lack of suitable localities in many regions. Therefore, the species is also rare in most regions of Russia and is included in regional Red Data Books in that country. Apparently, that refers to the West-, Central- and South-European countries. Thus, the pan-European conservation concern for *L. sibirica* reflected in international documents, namely Appendix I of the Bern Convention (Convention..., 1979) and Annexes II and IV of the Habitats Directive (Council Directive..., 1992) is completely reasonable.

Nevertheless, the species' localities are often gathered in clusters and in some regions, e.g. in the Romanian part of the Carpathians, in the Caucasus, North Urals, the eastern shore of the Kola Peninsula, and the Udmurt Republic of Russia it is not rare. Because of the concentration of localities in the

territory of the East-South-Carpathian region, that area may be considered the secondary center of the species distribution in Europe beyond the boreal zone. In addition to numerous Romanian localities, this area also includes the stations of *L. sibirica* in the Ukrainian Carpathians.

In some regions, *L. sibirica* is endangered and has been undergoing decline and extinction at least since the 19th century. The main factors of threat to the species are climate change and anthropogenic activity, particularly drainage amelioration of wetlands. Adverse consequences of climate change (including the long-term period) mostly concern lowland localities peripheral to the main (i.e. boreal) range situated in the peri-Baltic region and in the forest-steppe zone of Ukraine and Russia where the climatic (thermal-humidity) conditions have long become unfavourable for *L. sibirica*. That also refers to the extinct population in the Pannonian Basin, Hungary.

Another threat factor, namely drainage amelioration of the species' habitats, had the greatest impact in Ukraine, where it was the main cause of extinction for at least 6 populations, mostly in the second half of the 20th century. To that matter, Ukrainian populations have suffered the most severe losses, because in total as many as 10 of them have gone extinct for different reasons, which concerns the plain part of the country.

Extinction due to anthropogenic habitat alterations has been also reported in France (Bensettiti et al., 2002).

In general, mountain populations (even some of the most outlying) demonstrate better persistence, because colder and wetter climate conditions in the mountains are more favorable for *L. sibirica*.

The adverse alterations in the ecological conditions due to both climate changes and amelioration not only cause the unfavourable decrease in the groundwater level but also trigger the vegetation successions, which results in the encroachment of more competitive shrub, tree, and forb species and leads to the replacement of *L. sibirica*. Mitigating these processes needs active conservation measures, which imply restoration of mild traditional land use activities, particularly mowing (Sienkiewicz-Paderewska et al., 2020; Hájková et al., 2022).

Acknowledgements

The authors are grateful to Clemens Pachschwöll (University of Vienna, Austria), Andreas Berger (Natural History Museum, Vienna, Austria), and Oleksandr Kuzyarin (State Museum of Natural History of the National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv) for providing images of herbarium vouchers.

ETHICS DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Y. Kobiv:  <https://orcid.org/0000-0003-1432-6573>

I. Danylyk:  <https://orcid.org/0000-0001-5779-4778>

REFERENCES

- Andriyenko T.L. 1996. Yazychnyk bukovyns'kyi. *Ligularia sibirica*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynni svit*. Ed. Yu.R. Shelyah-Sosonko. Kyiv: Ukrayins'ka Encyklopediya, p. 266. [Андрієнко Т.Л. 1996. Язичник буковинський. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Київ: Українська енциклопедія, с. 266.]
- Andriyenko T.L., Antonova G.M. 1986. Floristic findings in the Rivne Region. *Ukrainian Botanical Journal*, 43(4): 97–101. [Андрієнко Т.Л., Антонова Г.М. 1986. Флористичні знахідки на Рівненщині. *Український ботанічний журнал*, 43(4): 97–101.]
- Andriyenko T.L., Onyshchenko V.A., Datsiuk V.V. 2012. Dermansko-Ostrozkyi NPP. In: *Phytodiversity of reserves and national nature parks of Ukraine. Part 2. National nature parks*. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andriyenko. Kyiv: Phytosociocentre, pp. 206–214. [Андрієнко Т.Л., Онищенко В.А., Дацюк В.В. 2012. НПП Дермансько-Острозький. В кн.: *Фіторізноманіття заповідників та національних природних парків України. Ч. 2. Національні природні парки*. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 206–214.]
- Andriyenko T.L., Pryadko O.I. 2001. Roslynni svit proektovanoho Dermansko-Mostivskoho rehionalnoho landshaftnoho parku. In: *Dermansko-Mostivskiy rehionalnyi landshafnyi park: problemy stanovlennya*. Kyiv: Karbon, pp. 74–81. [Андрієнко Т.Л., Прядко О.І. 2001. Рослинний світ проєктованого Дермансько-Мостівського регіонального ландшафтного парку. В зб.: *Дермансько-Мостівський регіональний ландшафтний парк: проблеми становлення*. Київ: Карбон, с. 74–81.]
- Avetisyan V.E. 1995. *Ligularia*. In: *Flora Armenii*. Vol. 9. Ed. A.L. Takhtajan. Havlíčkův Brod (Czech Republic): Koeltz Scientific Books, pp. 456–458. [Аветисян В.Е. 1995. *Ligularia*. В кн.: *Флора Армении*. Т. 9. Ред. А.Л. Тахтаджян. Havlíčkův Brod (Czech Republic): Koeltz Scientific Books, с. 456–458.]

- Balashov L.S., Andriyenko T.L., Kuzmichev A.I., Hryhora I.M. 1982. *Izmeneniye rastitelnosti i flory bolot USSR pod vliyaniyem melioratsii*. Kyiv: Naukova Dumka, 290 pp. [Балашев Л.С., Андриенко Т.Л., Кузьмичев А.И., Григора И.М. 1982. *Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации*. Киев: Наукова думка, 290 с.]
- Bancheva S. 2015. *Ligularia sibirica*. In: *Chervena kniga na Republika Bulgariya*. Vol. 1. *Rasteniya i guby*. Ed. D. Peev. Sofia: BAN & MOSV, p. 269. [Банчева С. 2015. Сибирски див тютюн. В кн.: *Червена книга на Република България*. Т. 1. *Растения и гъби*. Ред. Д. Пеев. София: БАН & МОСВ, с. 269.]
- Bensettiti F., Gaudillat V., Malengreau D., Quéré E. 2002. *Cahiers d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire*. Vol. 6. *Espèces végétales*. Paris: La documentation française, 271 pp.
- Breitfeld M., Hertel E., Baumann A. 2020. *Die Florenwerke Deutschlands: Werke und Autoren*. Bayreuth: Selbstverlag Matthias Breitfeld, 626 pp.
- Budisavljević A., Sandev D., Randić M., Stamenković V., Kovačić S. 2021. Seed dormancy and germination of five selected NATURA-2000 plant species from Croatia showing different germination strategies. *Plant Biosystems*, 155(1): 116–127. <https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1727978>
- Bugnon F. 1952. Esquisse des principaux caractères botaniques de la Montagne châillonaise ou Plateau de Langres. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 99(10): 83–89. <https://doi.org/10.1080/00378941.1952.10836515>
- Chater A.O. 1976. *Ligularia*. In: *Flora Europaea*. Vol. 4. Eds T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.M. Valentin, S.M. Walters, D.A. Webb. Cambridge, New York, Melbourne: Cambridge University Press, p. 205.
- Chorney I.I. 1999. *Ligularia bucovinensis* Nakai (Asteraceae) — new species of the flora of Ukrainian Carpathians. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(1): 19–21. [Чорней І.І. 1999. *Ligularia bucovinensis* Nakai (Asteraceae) — новий вид для флори Українських Карпат. *Український ботанічний журнал*, 56(1): 19–21.]
- Chorney I.I., Budzhak V.V., Andriyenko T.L. 2008. Mires of the Bukovinian Carpathians. *Ukrainian Botanical Journal*, 65(2): 180–188. [Чорней І.І., Буджак В.В., Андриенко Т.Л. 2008. Болота Буковинських Карпат. *Український ботанічний журнал*, 65(2): 180–188.]
- Cișlariu A.G., Mânzu C.C., Zamfirache M.M. 2018. Habitat requirements and germination performance of some relict populations of *Ligularia sibirica* (Asteraceae) from Romania. *Plant Ecology and Evolution*, 151(3): 314–326. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2018.1422>
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Appendix 1: Strictly protected flora species. 1979. Bern, 24 pp. Available at: <https://rm.coe.int/168097eb56>
- Council Directive 92/43/EEC on the conservation of natural habitats and wild fauna and flora. 1992. Strasbourg, 50 pp. Available at: <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/PDF/?uri=CELEX:31992L0043>
- Costas S.M., Baranzelli M.C., Giaquinta A., Cocucci A.A. 2024. Pappus phenotypes and flight performance across evolutionary history in the daisy family. *Annals of Botany*, 134(5): 863–876. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae122>
- Danton P., Baffray M. 1995. *Inventaire des plantes protégées en France*. Paris: AFCEV, 294 pp.
- Demakhina T.V. 2014. *Ligularia sibirica*. In: *Krasnaya kniga Murmanskoy oblasti*. 2nd ed. Eds N.A. Konstantinova, A.S. Koryakin, O.A. Makarova, V.V. Bianki. Kemerovo: Azia-print, pp. 473–474. [Демахина Т.В. 2014. *Ligularia sibirica*. В кн.: *Красная книга Мурманской области*. 2 изд. Ред. Н.А. Константинова, А.С. Корякин, О.А. Макарова, В.В. Бианки. Кемерово: Азия-принт, с. 473–474.]
- Ditě D., Eliáš P. 2016. *Ligularia sibirica* in Slovakia. *Bulletin Slovenskej botanickej spoločnosti*, 38, Supplement 1: 23–29.
- Erik S. 1990. New taxa for the flora of Turkey. *Turkish Journal of Botany*, 14: 49–54.
- Evstigneev O.I., Kharlampieva M.V. 2014. Ontogeny and the population state of *Ligularia sibirica* (Asteraceae) in undisturbed swamped spruce forest in Bryansk Region. *Botanicheskiy Zhurnal*, 99(6): 670–681. [Евстигнеев О.И., Харлампијева М.В. 2014. Онтогенез и состояние популяций *Ligularia sibirica* (Asteraceae) в ненарушенных ельниках на низинных болотах (Брянская область). *Ботанический журнал*, 99(6): 670–681.]
- Fischer R. 1991. Der Sibirische Goldkolben (*Ligularia sibirica*) — doch kein Relikt aus grauer Vorzeit? *Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Bergwelt*, 56: 183–192.
- Flora severo-vostoka yevropeyskoy chasti SSSR*. 1977. Vol. 4. Ed. A.I. Tolmachev. Leningrad: Nauka, 312 pp. [Флора северо-востока европейской части СССР. 1977. Т. 4. Ред. А.И. Толмачев. Ленинград: Наука, 312 с.]
- Fomina T.I. 2016. The peculiarities of seed germination of ornamental perennial plants of Asteraceae Dumort. family. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 9(143): 25–30. [Фомина Т.И. 2016. Особенности прорастания семян декоративных многолетников семейства астровых (Asteraceae Dumort.). *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*, 9(143): 25–30.]
- Galushko A.I. 1980. *Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel'*. Vol. 3. Rostov-na-Donu: Izdatelstvo Rostovskogo Universiteta, 328 pp. [Галушко А.И. 1980. *Флора Северного Кавказа. Определитель*. Т. 3. Ростов-на-Дону: Издательство Ростовского университета, 328 с.]
- Golovko O.V., Grynyk Y.O., Testov P.S. 2020. UA0000424 Ostrozka prohidna dolyna. In: *Territories suggested to include in the Emerald network of Ukraine ("shade list")*. Part 3. Eds O.V. Vasylyuk, A.A. Kuzemko, V.P. Kolomiychuk, Y.K. Kutsokon. Chernivtsi: DrukArt, pp. 145–147. [Головко О.В., Гриник Є.О., Тестов П.С. 2020. UA0000424 Острозька прохідна долина. В кн.: *Території, що пропонуються до включення у мережу Емеральд (Смарагдову мережу) України ("тіньовий список")*. Ч. 3. Ред. О.В. Василюк, А.А. Куземко, В.П. Коломійчук, Ю.К. Куцоконь. Чернівці: ДрукАрт, с. 145–147.]

- Grossheim A.A. 1934. *Flora Kavkaza*. Vol. 4. Baku: Izdaniye Azerbaydzhanskogo Otdeleniya Zakavkazskogo Filiala Akademii Nauk, 344 pp. [Гроссгейм А.А. 1934. *Флора Кавказа*. Т. 4. Баку: Издание Азербайджанского отделения Закавказского филиала Академии наук, 344 с.]
- Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. 2004. *Illyustrirovannyyi opredelitel' rastenii Sredney Rossii*. Vol. 3. Moscow: KMK, 449 pp. [Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2004. *Иллюстрированный определитель растений средней России*. Т. 3. Москва: КМК, 449 с.]
- Hájek M., Tešitel J., Tahvanainen T., Peterka T., Jiménez-Alfaro B., Jansen F., Pérez-Haase A., Garbolino E., Carbognani M., Kolari T.H.M. 2022. Rising temperature modulates pH niches of fen species. *Global Change Biology*, 28: 1023–1037. <https://doi.org/10.1111/gcb.15980>
- Hájková P., Horsáková V., Peterka T., Janeček Š., Galvánek D., Dítě D., Horník J., Horsák M., Hájek M. 2022. Conservation and restoration of Central European fens by mowing: A consensus from 20 years of experimental work. *Science of the Total Environment*, 846: 157293. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.157293>
- Hampe A., Jump A.S. 2011. Climate relicts: past, present, future. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1): 313–333. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145015>
- Heijmans M.M., van der Knaap Y.A., Holmgren M., Limpens J. 2013. Persistent versus transient tree encroachment of temperate peat bogs: effects of climate warming and drought events. *Global Change Biology*, 19(7): 2240–2250. <https://doi.org/10.1111/gcb.12202>
- Heinken-Šmídová A., Münzbergová Z. 2012. Population dynamics of the endangered, long-lived perennial species, *Ligularia sibirica*. *Folia Geobotanica*, 47: 193–214. <https://doi.org/10.1007/s12224-011-9116-7>
- Hendrych R. 2003. Poznatky o druhu *Ligularia sibirica* v Čechách. *Preslia*, 75: 39–69.
- Hultén E., Fries M. 1986. *Atlas of North European vascular plants: north of the Tropic of Cancer*. Vol. 2. Köningstein: Koeltz Scientific Books, 925 pp.
- Illarionova I.D. 2009. *Род бузульник (Ligularia, Asteraceae) во флоре Северной Евразии*. Cand. Sci. Diss. Abstract. Sankt-Peterburg, Botanicheskiy institut im. V.L. Komarova RAN, 20 pp. [Илларионова И.Д. 2009. Род бузульник (*Ligularia*, *Asteraceae*) во флоре Северной Евразии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 20 с.]
- Interpretation manual of European habitats, EUR 28. 2013. Brussels: European Commission DG Environment, 144 pp. Available from: <https://eunis.eea.europa.eu/references/2435>
- Kagalo O.O. 2012. NPP Pivnichne Podillya. In: *Phytodiversity of nature reserves and national nature parks of Ukraine*. Part 2. *National nature parks*. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andriyenko. Kyiv: Phytosociocentre, pp. 381–394. [Кагало О.О. 2012. НПП Північне Поділля. В кн.: Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 2. Національні природні парки. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 381–394.]
- Kirpicznikov M.E. 1969. The Flora of the U.S.S.R. *Taxon*, 18(6): 685–708. <https://doi.org/10.2307/1218928>
- Király G. 2007. *Vörös Lista. A magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai*. Sopron: Saját Kiadás, 73 pp.
- Kobiv Y. 1999. *Cortusa matthioli* (Primulaceae) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians): distribution, ecology, taxonomy and conservation. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, 44(2): 355–374.
- Kobiv Y. 2005. *Ligularia sibirica* (L.) Cass. (Asteraceae) in the Chornohora mountains (Ukrainian Carpathians): population-ontogenetic parameters, morphology, taxonomy and conservation. *Ukrainian Botanical Journal*, 62(3): 383–395.
- Kobiv Y. 2009. *Ligularia sibirica*. In: *Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom. Roslynniyi svit*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 330. [Кобів Ю. 2009. Язичник сибірський *Ligularia sibirica* Cass. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 330.]
- Krylov P.N., Shishkin B.K., Sergiyevskaya L.P., Shteinberg E.I., Krashenninnikov I.M. 1949. *Flora Zapadnoy Sibiri*. Issue 11. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta, pp. 2625–3070. [Крылов П.Н., Шишкин Б.К., Сергеевская Л.П., Штейнберг Е.И., Крашенинников И.М. 1949. *Флора Западной Сибири*. Вып. 11. Томск: Издательство Томского университета, с. 2625–3070.]
- Kukk Ü. 2003. The distribution of *Ligularia sibirica* (L.) Cass. in Estonia and changes in its population. *Biuletyn Ogródów Botanicznych*, 12: 11–22.
- Liu S.W., Deng D.S., Liu J.Q. 1994. Origin, evolution and distribution of *Ligularia* Cass. (Compositae). *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 32: 514–525.
- Mânzu C.C., Cișlariu A.G. 2019. *Ligularia sibirica* (L.) Cass. in Romania — an updated chorological checklist. *Analele Științifice ale Universității "Alexandru Ioan Cuza" din Iași*, 65: 13–43.
- Mânzu C., Gherghel I., Zamfirescu Ș., Zamfirescu O., Roșca I., Strugariu A. 2013. Current and future potential distribution of glacial relict *Ligularia sibirica* (Asteraceae) in Romania and temporal contribution of Natura 2000 to protect the species in light of global change. *Carpathian Journal of Earth and Environmental Sciences*, 8(2): 77–87.
- Matei A.N. 2014. Phytosociological study concerning associations with *Ligularia sibirica* (L.) Cass. in Romania. *Current Trends in Natural Sciences*, 3(6): 54–60.
- Mayevskiy P.F. 2014. *Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii*. 11th ed. Moscow: KMK, 635 pp. [Маевский П.Ф. 2014. *Флора средней полосы европейской части России*. 11-е издание. Москва: КМК, 635 с.]

- Melnik V.I., Savchuk R.I., Batochenko V.M. 2001. Plant cover of the Ostroh Valley (Ukraine). *Botanicheskiy Zhurnal*, 86(8): 112–119. [Мельник В.И., Савчук Р.И., Баточенко В.М. 2001. Растительный покров Острожской долины (Украина). *Ботанический журнал*, 86(8): 112–119.]
- Meusel H., Jäger E.J. 1992. *Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora*. Vol. 3. Jena, Stuttgart, New York: G. Fischer Verlag, 650 pp.
- Minderova Y.V. 1957. Rid *Ligularia* Cass. u flori yevropeys'koyi chastyny SRSR. *Ukrainian Botanical Journal*, 14(1): 44–53. [Миндерова Є.В. 1957. Рід *Ligularia* Cass. у флорі Європейської частини СРСР. *Український ботанічний журнал*, 14(1): 44–53.]
- Minderova Y.V. 1962. *Ligularia*. In: *Flora URSS*. Vol. 11. Kyiv: Vydavnytstvo AN URSS, pp. 369–371. [Миндерова Є.В. 1962. *Ligularia*. В кн.: *Флора УРСР*. Т. 11. Київ: Видавництво АН УРСР, с. 369–371.]
- Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H. 1989. Wymarłe i ginące rośliny naczyniowe polskich Karpat. *Chrońmy Przyrodę Ojczyzny*, 45(3): 5–20.
- Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H. 2006. Występowanie języczki syberyjskiej *Ligularia sibirica* (L.) Cass. w Polsce — zagrożenia i problemy ochrony. *Chrońmy Przyrodę Ojczyzny*, 62(4): 71–77.
- Motyka J. 1947. *Rozmieszczenie i ekologia roślin naczyniowych na północnej krawędzi zachodniego Podola*. Lublin: Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej, 400 pp.
- Natsionalnyi atlas Ukrainy. 2007. Ed. L.G. Rudenko. Kyiv: DNVP Kartografiya, 440 pp. [Національний атлас України. 2007. Ред. Л.Г. Руденко. Київ: ДНВП Картографія, 440 с.]
- Nobis M. 2012. Języczka syberyjska *Ligularia sibirica* (L.) Cass. In: *Monitoring gatunków roślin. Przewodnik metodyczny*. Cz. 2. Ed. J. Perzanowska. Warszawa: GIOŚ, pp. 77–93.
- Olaczek R. 2014. *Ligularia sibirica*. In: *Polska czerwona księga roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe*. 3rd ed. Eds R. Kaźmierczakowa, K. Zarzycki, Z. Mirek. Kraków: Instytut Ochrony Przyrody PAN, pp. 534–536.
- Pankiv Z.P. 2008. *Zemelnі resursy. Navchalnyi posibnyk*. Lviv: LNU imeni Ivana Franka, 272 pp. [Паньків З.П. 2008. *Земельні ресурси. Навчальний посібник*. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 272 с.]
- Papp L., Dudás M. 1989. Adatok a Közép-, a Dél-Nyírség és környékének botanikai értékeiről I. *Calandrella*, 2(2): 5–25.
- Papp M., Lesku B. 1998. Bátorligeti-láp Természetvédelmi Terület. In: *Bátorliget élővilága — ma*. Eds I. Lenti, C. Aradi. Bátorliget, pp. 9–24.
- Piękoś-Mirkowa H., Mirek Z. 2003. *Atlas roślin chronionych*. Warszawa: Multico, 584 pp.
- Poluyanov A.V. 2005. *Flora Kurskoy oblasti*. Kursk: Kurskiy universitet, 264 pp. [Полуянов А.В. 2005. *Флора Курской области*. Курск: Курский университет, 264 с.]
- POWO. 2024-onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <https://powo.science.kew.org/> (Accessed 4 December 2024).
- Poyarkova A.I. 1961. *Ligularia*. In: *Flora SSSR*. Vol. 26. Eds B.L. Shishkin, E.G. Bobrov. Moscow, Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR, pp. 778–857. [Пояркова А.И. 1961. *Ligularia*. В кн.: *Флора СССР*. Т. 26. Ред. Б.Л. Шишкин, Е.Г. Бобров. Москва, Ленинград: Издательство АН СССР, с. 778–857.]
- Procházka F., Pivničková M. 1999. *Ligularia sibirica*. In: *Červená kniha ohrozených a vzácných druhů rostlin a živočichů SR a ČR. Vyššie rastliny*. Eds J. Čeřovský, V. Feráková, J. Holub, Š. Maglocký, F. Procházka. Bratislava: Príroda, pp. 219.
- Pryroda Malopolskoho Pohor'nyia. Roslynnyi svit. 2015. Ed. V.V. Novosad. Khmelnytskyi: Polihrafist, 400 pp. [*Природа Малопольського Погор'ння. Рослинний світ*. 2015. Ред. В.В. Новосад. Хмельницький: Поліграфіст, 400 с.]
- Puchalski J., Niemczyk M., Walerowski P., Podyma W., Kapler A. 2014. Seed banking of Polish endangered plants — the Flor-Natur Project. *Biodiversity: Research and Conservation*, 34: 65–72. <https://doi.org/10.2478/biorc-2014-0005>
- Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]
- Schmalhausen I. 1897. *Flora Sredney i Yuzhnoy Rossii, Kryma i Severnago Kavkaza. Rukovodstvo dlia opredelenia semennykh i vysshnykh sporovykh rasteniy*. Vol. 2. Kyiv: I.N. Kushnerov i K°, 762 pp. [Шмальгаузен И. 1897. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Руководство для определения семенных и высших споровых растений*. Т. 2. Киев: И.Н. Кушнеров и К°, 762 с.]
- Schönswetter P., Stehlik I., Holderegger R., Tribsch A. 2005. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology*, 14(11): 3547–3555. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02683.x>
- Schratt-Ehrendorfer L., Niklfeld H., Schröck C., Stöhr O. 2022. Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen Österreichs. *Stapfia*, 114: 1–357.
- Sienkiewicz-Paderewska D., Paderewski J., Suwara I., Kwasowski W. 2020. Fen grassland vegetation under different land uses (Biebrza National Park, Poland). *Global Ecology and Conservation*, 23: e01188. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01188>
- Sofieva R.M. 1961. *Ligularia*. In: *Flora Azerbajdžana*. Vol. 8. Ed. I.I. Karyagin. Baku: Izdatelstvo Akademii Nauk Azerbajdžanskoy SSR, p. 344. [Софиева Р.М. 1961. *Ligularia*. В кн.: *Флора Азербайджана*. Т. 8. Ред. И.И. Карягин. Баку: Издательство Академии наук Азербайджанской ССР, с. 344.]
- Soroka M.I. 2004. Flora and vegetation of Roztochia Nature Reserve. *Scientific Bulletin of UNFU*, 14(8): 170–179. [Сорока М.І. 2004. Флора та рослинність Природного заповідника “Розточчя”. *Науковий вісник НЛТУ*, 14(8): 170–179.]
- Sotek Z. 2010. Distribution patterns, history, and dynamics of peatland vascular plants in Pomerania (NW Poland). *Biodiversity: Research and Conservation*, 18(1): 1–82. <https://doi.org/10.2478/v10119-010-0020-4>

- Stančić Z., Žganec K., Gottstein S. 2010. Marshland vegetation of Plitvice Lakes National Park (Croatia). *Candollea*, 65(1): 147–167. <https://doi.org/10.15553/c2010v651a16>
- Stoicovici L. 1982. Răspândirea populațiilor relict de *Ligularia sibirica* (L.) Cass. în R. S. România. *Studii și Cercetări de Biologie, Seria Biologie Vegetală*, 34(1): 14–19.
- Swindles G.T., Morris P.J., Mullan D.J., Payne R.J., Roland T.P., Amesbury M.J., Lamentowicz M., Turner T.E., Gallego-Sala A., Sim T., Barr I.D., Blaauw M., Blundell A., Chambers F.M., Charman D.J., Feurdean A., Galloway J.M., Gałka M., Green S.M., Kajukalo K., Karofeld E., Korhola A., Lamentowicz Ł., Langdon P., Marcisz K., Mauquoy D., Mazei Y.A., McKeown M.M., Mitchell E.D., Novenko E., Plunkett G., Roe H.M., Schoning K., Sillasoo Ü., Tsyganov A.N., van der Linden M., Väliranta M., Warner B. 2019. Widespread drying of European peatlands in recent centuries. *Nature Geoscience*, 12(11): 922–928. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0462-z>
- Szatmari P.M. 2022. Rich fens and poor fens in the South-Eastern Carpathian region of Romania — refugia for relict species. *Analele Universității din Oradea, Fascicula Biologie*, 29(1): 78–91.
- Šmídová A., Münzbergová Z., Plačková I. 2011. Genetic diversity of a relict plant species, *Ligularia sibirica* (L.) Cass. (Asteraceae). *Flora*, 206: 151–157. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.03.003>
- Tabaka L., Gavrilova G., Fatare I. 1988. *Flora sosudistyxh rasteniy Latviyskoy SSR*. Riga: Zinatne, 195 pp. [Табака Л., Гаврилова Г., Фатаре И. 1988. *Флора сосудистых растений Латвийской ССР*. Рига: Зинатне, 195 с.]
- Thiers B. 2024–onward. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed 4 December 2024).
- Tomaschek A. 1859. Zur Flora der Umgebung Lembergs. *Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 9: 43–54. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.9830>
- Trojecka-Brzezińska A., Nobis M. 2024. *Cenne siedliska przyrodnicze na terenach górskich*. Brwinów: Centrum Doradztwa Rolniczego, 52 pp.
- Wróblewski A. 1917. Kilka rzadszych roślin Pokucia i Wołynia galicyjskiego. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*, 51: 89–99.
- Yelenevskiy A.G., Radygina V.I. 1997. *Opredelitel' sosudistyxh rasteniy Orlovskoy oblasti*. Oryol: Trud, 208 pp. [Еленевский А.Г., Радыгина В.И. 1997. *Определитель сосудистых растений Орловской области*. Орел: Труд, 208 с.]

Поширення та охоронний статус *Ligularia sibirica* (Asteraceae) в Європі з особливою увагою щодо України

Ю. КОБІВ, І. ДАНИЛИК

Інститут екології Карпат Національної академії наук України,
вул. Козельницька 4, Львів 79026, Україна

Реферат. На основі ретельного аналізу бібліографічних і гербарних даних, а також польового обстеження історичних та існуючих локалітетів *Ligularia sibirica* укладено докладну мапу поширення цього виду в Європі, що істотно доповнює і прояснює попередні відомості, зокрема стосовно України, Польщі і Росії. Описано поширення та стан виду в кожній країні Європи. Окрему мапу поширення створено для України, де вид зазнав найбільших втрат. У деяких регіонах *L. sibirica* як реліктовий бореальний вид є загрозеним і зазнає регресування й вимирання принаймні ще з XIX століття. Основними факторами загрози є кліматичні зміни та антропогенна діяльність, зокрема осушувальна меліорація боліт. Негативні наслідки кліматичних змін стосуються здебільшого рівнинних локалітетів, розташованих південно-західніше від бореальної зони. Натомість, гірські популяції загалом виявляють більшу стійкість, оскільки холодніший і вологіший клімат у горах є сприятливішим для *L. sibirica*.

Ключові слова: бореальний вид, вимирання, зміни клімату, локалітет, осушувальна меліорація, реліктовий вид



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.115>

RESEARCH ARTICLE

Species of the genus *Phragmidium* (Pucciniales) as parasites of brambles (*Rubus*: *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* that parasitize plants of the genus *Rubus* in Ukraine are reported. Of them, *Phragmidium acuminatum* has not been recorded for more than 90 years, since its last report in 1933. This species is a specialized parasite of the stone bramble (*Rubus saxatilis*), which according to modern views belongs to *Rubus* subg. *Melanobatus*. Three other species are widespread in Ukraine. *Phragmidium rubi-idaei* parasitizes raspberries (*Rubus idaeus*) of the subgenus *Idaeobatus*. *Phragmidium bulbosum* and *P. violaceum* infect representatives of *Rubus* subg. *Rubus* and can both parasitize plants of the same species. In Ukraine, both species were observed on *Rubus caesius*, *R. candicans*, *R. canescens* and *R. hirtus*. However, they clearly differ in morphological features: most teliospores of *Phragmidium violaceum* are 4-celled with an apical hemispherical papilla up to 5 µm high, while in *P. bulbosum* teliospores are mostly 4–8-celled with an apical cylindrical or conical papilla up to 12 µm high. The previously reported twisting of the upper part of the teliospore pedicel in species of the genus *Phragmidium* parasitizing species of the genus *Rosa* was also observed in *P. bulbosum*, *P. rubi-idaei* and *P. violaceum*. The article is illustrated with photomicrographs obtained using a scanning electron microscope.

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

Introduction

Almost 50 species of the genus *Phragmidium* Link that parasitize plants of the genus *Rubus* L. have been described so far. The centre of species diversity for this fungal group is East Asia. Only five of its species occur in Europe. *Phragmidium rubi-idaei* is an important pathogen of cultivated raspberries. *Phragmidium violaceum* has been used in the biological control of invasive European

species of *Rubus* in Australia (Marks et al., 1984; Gomez et al., 2008) and Chile (Vargas-Gaete et al., 2019). In Ukraine, the genus *Phragmidium* has not been specifically studied, except for our recent article on parasites of roses (Tykhonenko, 2024). The purpose of this study is to compile data on the distribution of the species of *Phragmidium* which parasitize brambles in Ukraine and to study the morphology of their spores using a scanning electron microscope.

ARTICLE HISTORY. Submitted 10 September 2024. Revised 09 February 2025. Published 14 April 2025

CITATION. Tykhonenko Yu.Ya. 2025. Species of the genus *Phragmidium* (Pucciniales) as parasites of brambles (*Rubus*: *Rosaceae*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(2): 115–127. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.115>

© 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/>)

Materials and Methods

The materials of this study include literature data on the distribution of fungi of the genus *Phragmidium* parasitizing plants of the genus *Rubus* in Ukraine, as well as their specimens from the Mycological Herbarium of the M.G. Kholodny Institute of Botany (KW-M). The species distribution in 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 *Rubus* is provided below.

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

1. Teliospores usually 5–9-celled, on *Rubus idaeus* 3. *P. rubi-idaei*
– Teliospores usually 3–8-celled, on other species 2

2. Teliospores usually 4–8-celled with apical cylindrical or conical papilla; wall of urediniospores up to 1.5 µm thick; wall of aeciospores thin, echinulate or verrucose 3

– Teliospores mostly 4-celled, less often 3- or 5-celled with apical hemispherical papilla; wall of urediniospores 2–3 µm thick; aeciospores covered with flat warts bearing small spine .. 4. *P. violaceum*

3. Urediniospores covered with spines at intervals of 2.0–2.5 µm; aeciospores densely covered with large, merging warts 2. *P. bulbosum*

– Urediniospores covered with spines at intervals of about 2 µm; aeciospores covered with small spines; on *Rubus saxatilis* 1. *P. acuminatum*

1. ***Phragmidium acuminatum*** (Fr.) Cooke, Handbook of British Fungi 2: 490. 1871 ≡ *Aregma acuminata* Fr., Obs. Mycol. 1: 226. 1815.

– *Phragmidium rubi-saxatilis* Liro, Bidr. Känned. Finl. Nat. Folk 65: 421. 1908.

Spermogonia unknown. Aecia on both sides of leaves, mainly on the lower side, scattered or in groups, yellow, pulverulent, round, 0.3–0.5 mm diam., sometimes up to 0.7 mm, elongated on the

veins (up to 5 mm long); surrounded by numerous transparent, cylindrical paraphyses, rounded at the apex, 50–75 µm long and 5–8 µm thick; aeciospores spherical, broadly ellipsoidal or ellipsoidal, yellow, 14–28 × 14–25 µm; wall colourless, up to 2–3 µm thick, covered with scattered spines at intervals of 2.0–2.5 µm; germ pores 3–7. Uredinia on the lower side of leaves, scattered or in loose groups, round, up to 1.5 mm diam., orange-yellow, pulverulent; urediniospores spherical or broadly ellipsoid, yellow, 16–28 × 15–23 µm; wall colourless, up to 1.5 µm thick, covered with spines at intervals of about 2 µm; germ pores unclear; uredinia with numerous paraphyses along the edges; paraphyses clavate, curved, thin-walled, 50–80 µm long and up to 16 µm thick at the apex. Telia on the lower side of leaves, scattered or in groups, sometimes merging, usually very small, pulverulent, black; teliospores of 4–8, usually 6–7 cells, 60–110 × 25–34 µm, at the transverse septa almost not constricted, rounded at both ends, at the apex with a blunt, lighter than the wall, clearly delimited cylindrical or conical papilla (7–18 µm long); wall is yellow-brown or chestnut-brown, up to 5 µm thick, irregular and roughly warty; germ pores 2–4 in each cell; pedicel hygroscopic, colourless, usually longer than the spore, up to 11 µm thick, thickened to 18 µm in the lower part.

General distribution. I, II, III — on *Rubus saxatilis* L.: Europe and Holarctic Asia; also introduced in New Zealand, where it develops on *Acaena anserinifolia* (J.R. Forst. & G. Forst.) J.B. Armstr.

Distribution in Ukraine. On *Rubus saxatilis* L.: **Carpathian Forests.** Ivano-Frankivsk Region, Kolomyia District, Nyzhniy Verbizh village, 08.1912 (Wróblewski, 1913), 08.1914 (Wróblewski, 1916); Kosiv District, Kosiv, 06.1914 (Wróblewski, 1916; Tykhonenko, Heluta, 2014), Hutsulshchyna National Nature Park (Dudka et al., 2019). — **Central (Right Bank) Polissya.** Kyiv Region, Bucha District, Teteriv railway station, 22.10.1933 (Girzhytska). — **Left Bank Forest-Steppe.** Chernihiv Region, Ichynya District, Kachanivka village, 26.07.1916 (Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922). — **Right Bank Forest-Steppe.** Zhytomyr Region, Berdychiv District, 03.09.1932 (Rechtman). — **Western Forest-Steppe.** Ternopil Region, Chortkiv District, Babyntsi village, 09.08.1913 (Wróblewski, 1914).

2. ***Phragmidium bulbosum*** (F. Strauss) Schltdl., Flora Berolinensis 2: 156. 1824 ≡ *Uredo bulbosa* F. Strauss, Ann. Wetter. Gesellsch. Ges. Naturk. 2: 108. 1811

[1810] = *Aregma bulbosum* (F. Strauss) Fr. [as '*bulbosa*'], *Observ. mycol.* (Havniae) 1: 226. 1815.

– *Phragmidium candicantium* (Vleugel) Dietel, *Annl. mycol.* 25(5/6): 474. 1927. (Fig. 1A–D).

Spermogonia on yellow or reddish spots in small groups on the upper side of leaves, subcuticular, 75–100 µm diam. and 40 µm high. Aecia on the lower side of leaves, solitary or in small groups, round, up to 1 mm diam., elongated on veins, often forming a ring around the spermogonia, orange-yellow, pulverulent; aecia with numerous paraphyses along the edges; paraphyses cylindrical or slightly clavate, thin-walled, curved paraphyses, 45–75 × 7–12 µm, almost not thickened at the apex; aeciospores in short chains, spherical or broadly ellipsoid, 17–26 × 15–21 µm; wall colourless, thin, 1–2 µm thick, covered with hemispherical or elongated warts 0.5–1.0 µm diam., usually merging in groups up to 2.5 µm diam.; germ pores 2–4, inconspicuous. Uredinia on the lower side of leaves, scattered, up to 0.4 mm diam., often merging, yellowish, pulverulent, frequently forming yellowish spots on the lower side of leaves; uredinia with numerous paraphyses along the edges; paraphyses cylindrical or slightly clavate, usually curved, thin-walled, colourless; urediniospores almost spherical, broadly ellipsoidal or obovate, 20–28 × 14–21 µm; wall colourless, about 1 µm thick, covered with noticeable spines at intervals of 2.0–2.5 µm; germ pores 2–4, inconspicuous. Telia on the lower side of leaves, up to 0.5 mm in diameter, black, pulverulent; teliospores usually of 4–6, rarely of 7 or 1–3 cells, 60–110 × 27–33 µm, not constricted at the transverse septa, rounded at both ends, at the apex usually with a blunt yellowish cylindrical or conical papilla up to 12 µm long; wall yellow-brown, consists of several layers, up to 6 µm thick, covered, especially in the upper part of the spore, with irregularities and flat, irregularly shaped warts; germ pores 2–4 in each cell; pedicel hygroscopic, colourless, twisted in the upper part, thickened in the lower part, up to 115 µm long.

General distribution. 0, I, II, III — on species of the genus *Rubus*: Europe and Holarctic Asia.

Distribution in Ukraine. On *Rubus anatolicus* (Focke) Focke ex Hausskn.: **Mountain Crimea.** (Dudka et al., 2004), 02.07.1936, 05.08.1937, 31.08.1937, 23.07.1938 (Gutsevich, 1952).

On *Rubus caesius* L.: **Carpathian Forests.** Lviv Region, Drohobych District, Skole (Krupa, 1889, Namysłowski, 1914); Skole Beskids National Nature Park (Dudka et al., 2019). Transcarpathian Region,

Mukacheve District, Vovchyi village, 04.06.1954, 28.09.1954 (Smitska). — **Central (Right Bank) Polissya.** Kyiv Region, Fastiv District, Boyarka, 19.09.1947 (Lavitska). Zhytomyr Region, outskirts of Zhytomyr, near the Teteriv River, 21.06.1924 (Matsulevych, 1925); Korosten District, Hladkovychi village, 28.08.1947, 19.09.1947 (Radzievskiy). — **Donetsk Grass-Meadow Steppe.** Donetsk Region, Kramatorsk District, Holy Mountains National Nature Park (Dudka et al., 2009), 29.09.2004 (Tykhonenko, Dudka, 2005a). Luhansk Region, Luhansk Nature Reserve, Stanytsia-Luhanska Branch (Konratyuk et al., 1988; Tykhonenko, Dudka, 2005b; Dudka et al., 2009). — **Kharkiv Forest-Steppe.** Kharkiv Region, Chuhuiv, 09.10.1906 (Treboux, 1913). — **Left Bank Forest-Steppe.** Chernihiv Region, Pryluky District, Ichnia National Nature Park (Dudka et al., 2009); Irzhavets village, 02.08.1916 (Ganeshin, Bondartseva-Monteverde, 1922); Avgustivka village, 29.08.2006 (Tykhonenko, Dudka, 2007). Kyiv Region, Boryspil District, Nesterivka village, 16.06.1947 (Trykoz). Poltava Region, Poltava District, Mykhailivka village, 19.06.1989 (Burdyukova, Dudka). — **Left Bank Grass-Meadow Steppe.** Dnipropetrovsk Region, Dnipro-Oril Nature Reserve (Prydiuk et al., 1997a, 1997b; Dudka et al., 2009). Donetsk Region, Kalmius District, Ukrainian Steppe Nature Reserve, Khomutovsky Step Branch, 23.09.1954 (Morochkovskiy). Zaporizhia Region, Vasylivka District, Skelky village, 12.09.1940 (Tsyatsyuk). — **Left Bank Grass Steppe.** Kherson Region, Skadovsk District, Tendra Island, near Tendra lighthouse, 27.05.2007 (Heluta et al., 2010). Mykolaiv Region, Mykolaiv District, Black Sea Biosphere Reserve (Dudka et al., 2009), Volyzhyn Lis, 17.10.2006 (Heluta et al., 2007). — **Left Bank Polissya.** Kyiv, Rybne Ozero, 28.05.1925 (Pidoplichko). — **Lesser Polissya.** Lviv Region, Sambir District, Dubliany (Krupa, 1886, Namysłowski, 1911, 1914). Ternopil Region, Kremenets District, Velyki Berezhtsi village, 14.06.1958 (Morochkovskiy). — **Right Bank Forest-Steppe.** Cherkasy Region, Kaniv Nature Reserve (Solomakhina, Prudenko, 1998; Solomakhina et al., 1994; Dzhegagan et al., 2008), 15.06.1940, 23.07.1940, 28.09.1940, 12.07.1944 (Rayevska, Komaretska, 1949); Cherkasy District, Mliiv (Yakovlyev, 1930). Kyiv, Holosiiv, 09.10.1931 (Pylypenko), 09.10.1932 (Moskovets). Kyiv Region, near Bila Tserkva (Hrodzinska, 1929); Rokytne, 20.01.1936 (Berehova); Bila Tserkva District, Sukholisy village, 07.07.1984;

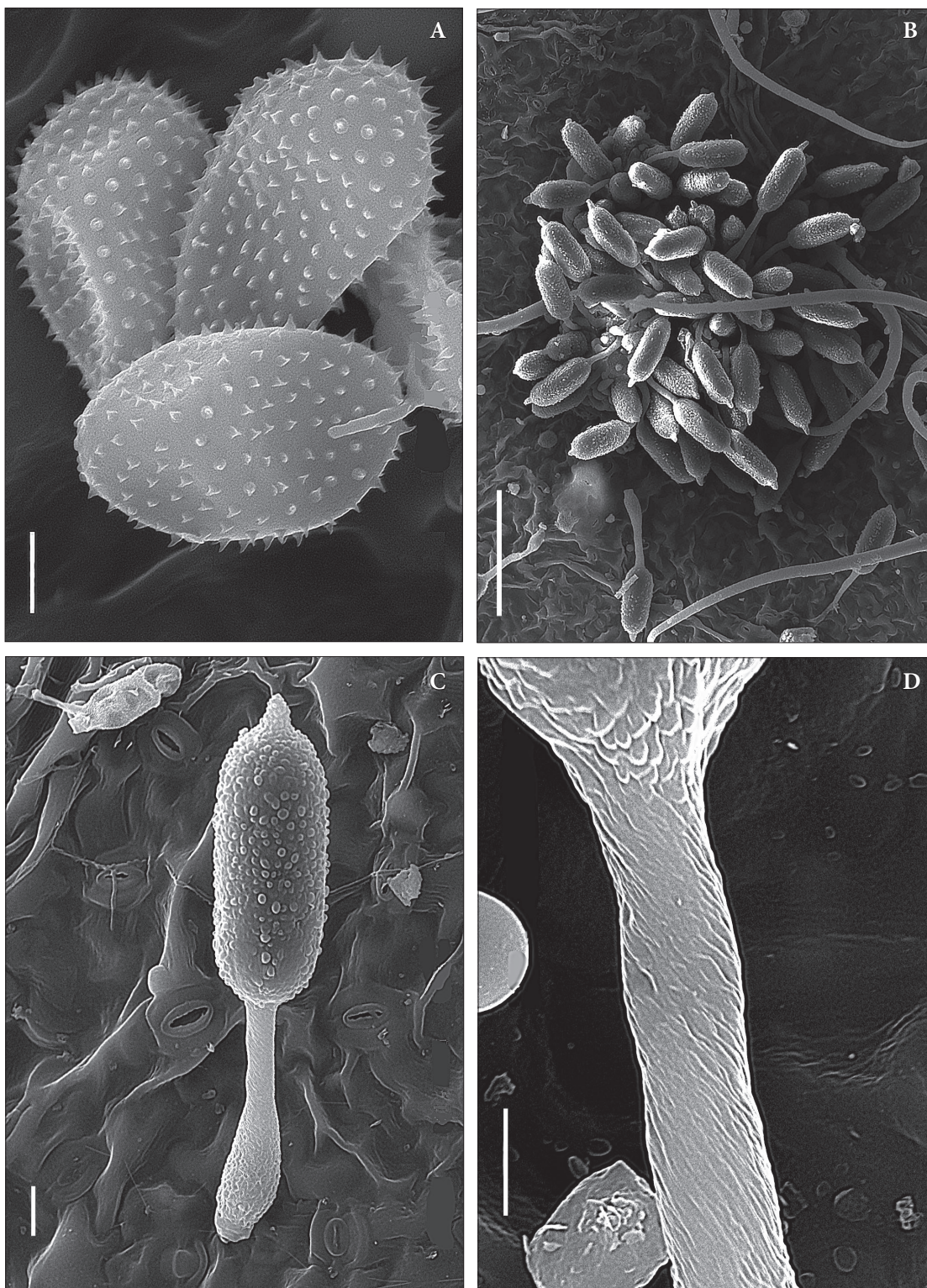


Fig. 1. *Phragmidium bulbosum* on *Rubus caesius*. A: urediniospores; B: telium; C: teliospore; D: upper part of teliospore pedicel. Scale bars: 5 μ m (A, D), 100 μ m (B), 10 μ m (C)

Fastiv District, Mala Ofirna village, 06.09.1948 (Rozhenko); Mala Snitinka village, 06.09.1948 (Rozhenko). — **Roztochchya Forests**. Lviv Region, Yavoriv District, Nemyriv, 23.08.1917 (Wróblewski, 1922a). — **South Coast of Crimea**. (Dudka et al., 2004), 16.06.1999 (Kuzub, Tykhonenko, 2000); Crimea, Feodosia city council, Karadag Nature Reserve (Heluta, Andrianova, 1984), 20.08.1982 (Heluta). — **Transcarpathia**. Transcarpathian Region, Rakhiv District, Dilove village, near Pip Ivan Mount, 19.09.1953 (Smitska). — **Western Forest-Steppe**. Khmelnytskyi Region, near Kamianets-Podilskyi, 31.08.1924, 08.10.1924, 04.09.1926 (Panasyuk); Kamianets-Podilsky District, Makiv village, 19.08.1985, 22.05.1990; Podilskyi Tovtry National Nature Park, Dovzhok village (Heluta et al., 2016), 25.09.1949, 26.09.1949 (Isaeva). Ternopil Region, Buchach, 06.1888 (Wróblewski, 1922b); Chortkiv District, Hermakivka village, 19.09.1949 (Isaeva); Skala-Podilska town, 15.09.1949 (Isaeva); Ulashkivtsi village, 14.09.1949 (Isaeva). Near Vinnytsia, 24.10.1926 (Borysevykh); Vinnytsia Region, Mohyliv-Podilskyi District, Yurkivtsi village, 03.10.1949 (Isaeva); Kotyuzhany village, 12.10.1949 (Isaeva). — **Western Ukrainian Forests**. Near Lviv (Krupa, 1886, Namysłowski, 1911, 1914), 09.1918 (Wróblewski, 1922a).

On *Rubus candicans* Weihe: **Carpathian Forests**. Transcarpathian Region, near Khust 16–17.09.1953 (Smitska); near Uzhhorod, 17.10.1961 (Fodor); Uzhhorod District, Kostryna village, 04.09.1953 (Smitska).

On *Rubus canescens* DC.: **Mountain Crimea**. (Dudka et al., 2004), Crimea, Chuchel Pass, 25.07.1938 (Gutsevich, 1952). — **South Coast of Crimea**. (Dudka et al., 2004): Crimea, near Yalta, 08.06.1901, 10.07.1901 (Tranzschel, 1902); near Nikita Botanical Garden, 13.08.1901 (Tranzschel, 1902).

On *Rubus hirtus* Waldst. & Kit.: **Carpathian Forests**. Chernivtsi Region, near Storozhynets, 02.07.1958 (Morochkovskyi). Ivano-Frankivsk Region, Dolyna District, to the north of Bolekhiv, 19.05.1988; Kosiv District, Tyudiv village, 25.06.1958 (Morochkovskyi) (Tykhonenko, Heluta, 2014); Hutsulshchyna National Nature Park (Dudka et al., 2019). — **Lesser Polissya**. Lviv Region, Lviv District, Pidlissya village, 15.08.1985.

On *Rubus praecox* Bertol.: **Left Bank Grass Steppe**. Mykolaiv Region, Mykolaiv District, Black Sea Biosphere Reserve (Dudka et al., 2009), Volynzhyn Lis, 18.10.2006 (Heluta et al., 2007).

On *Rubus tauricus* Schlecht. ex Juz.: Crimea (Tranzschel, 1939; Gutsevich, 1952). **Mountain Crimea**. (Dudka et al., 2004); slope of Ai-Petri, 27.08.1986, 01.09.1986. — **South Coast of Crimea**. (Dudka et al., 2004); Alupka, 25.10.1989 (Isikov); Nikita Botanical Garden, 13.09.1960 (Smitska); Feodosia city council, Karadag Nature Reserve (Heluta, Andrianova, 1984), 31.08.1982 (Heluta).

On *Rubus* sp.: **Cis-Carpathian Forests**. Ivano-Frankivsk Region and District, Rybne village, 14.10.1917 (Petrak, 1925). — **Crimean Forest-Steppe**. Near Simferopol (Garbowski, 1924). Crimea, Bakhchisarai District, forest farm, 1945 (Bratus, 1949). — **Left Bank Grass Steppe**. Kherison Region, Skadovsk District, Black Sea Biosphere Reserve, Ivano-Rybalchanska Parcel, 21.08.1986. — **Right Bank Forest-Steppe**. Zhytomyr Region, Berdychiv, 19.09.1932 (Rechtmann). — **South Coast of Crimea**. Crimea, near Alushta, 16.08.1916 (Garbowski, 1924); Sudak (Léveillé, 1842); Krasnokamyanka, 12.10.1999 (Kuzub, Tykhonenko, 2000); Crimea (Varlikh, 1896). — **Western Ukrainian Forests**. Near Lviv, 01.11.1911 (Wróblewski, Biborski, 1912). Ternopil Region, Ternopil District, Shybalyn village (Bobyak, 1907).

On *Rubus* sp. (*fruticosus*): Crimea (Sredinskiy, 1872–1873). Lviv Region (Namysłowski, 1914).

3. *Phragmidium rubi-idaei* (DC.) P. Karst., Bidrag till Kännedom af Finlands Natur och Folk 31: 52. 1879 ≡ *Puccinia rubi-idaei* DC. [as '*rubi-idaei*'], Fl. franç., Edn 3 (Paris) 5/6: 54. 1815.

Spermogonia subcuticular, 45–90 µm diam. and 20–35 µm high, on the upper side of leaves in dense small clusters, surrounded by aecia. Aecia on the upper side of leaves, yellow-orange, pulverulent, about 0.3 mm diam., merge into rounded clusters up to 1.2 mm diam., surrounding groups of spermogonia; aecia with numerous paraphyses along the edges; paraphyses slightly clavate, strongly curved, colourless, thin-walled, 40–70 × 14–18 µm; aeciospores spherical or broadly ellipsoid, less often ovoid, 18–26 × 16–23 µm; wall colourless, 2–3 µm thick, at intervals of 3–5 µm, covered with large spines with a wide base and a thin apex; germ pores unclear. Uredinia scattered, on the lower side of leaves, up to 0.3 mm diam., orange-yellow, pulverulent; uredinia with numerous paraphyses along the edges; paraphyses slightly clavate, strongly curved, colorless, thin-walled, 40–70 × 14–24 µm; urediniospores spherical or broadly ellipsoid, 18–23 × 17–21 µm; wall colourless, 2.0–2.5 µm thick, covered

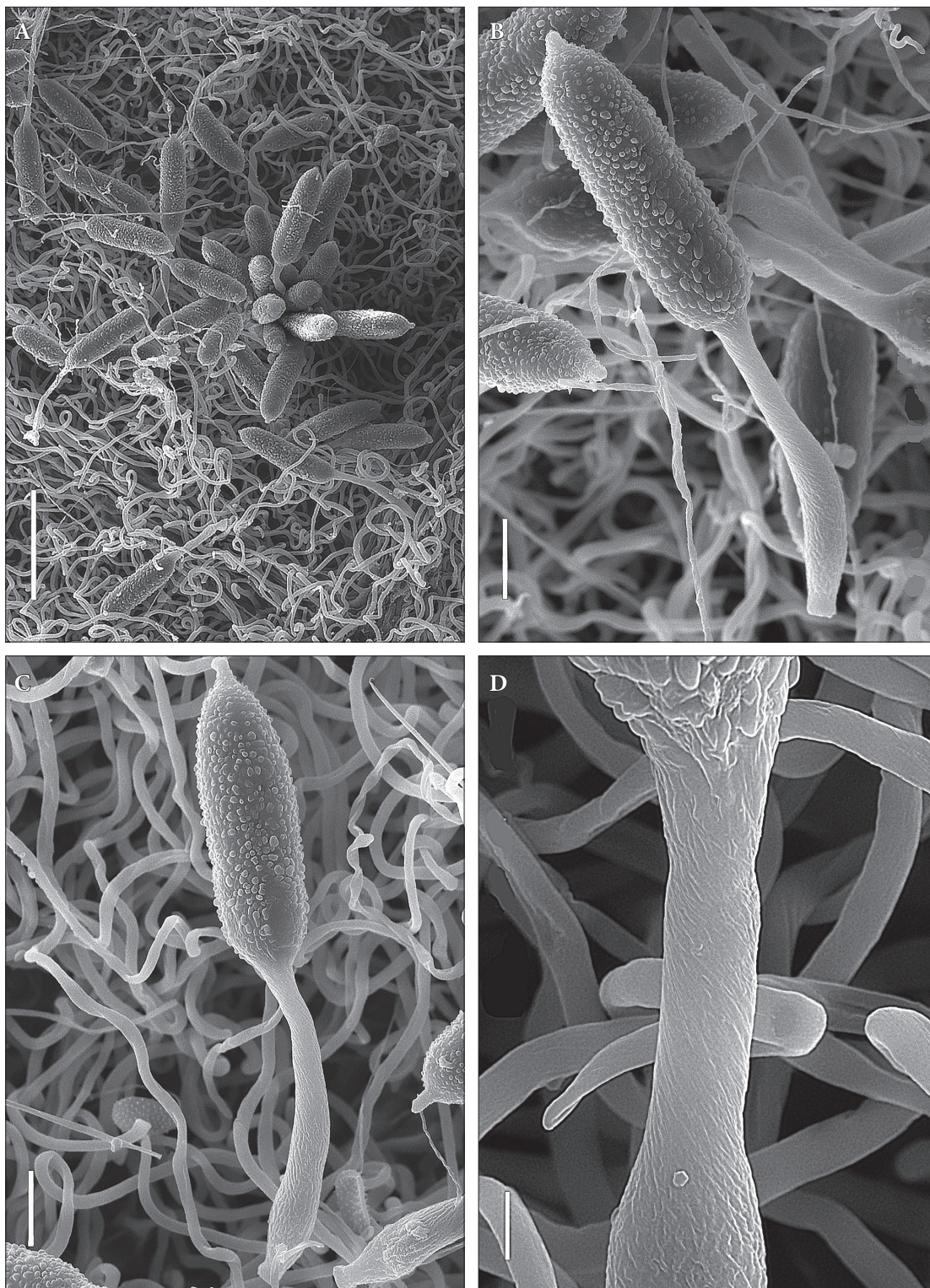


Fig. 2. *Phragmidium rubi-idaei* on *Rubus idaeus*. A: telium; B, C: teliospores; D: upper part of teliospore pedicel. Scale bars: 100 μ m (A), 20 μ m (B, C), 5 μ m (D)

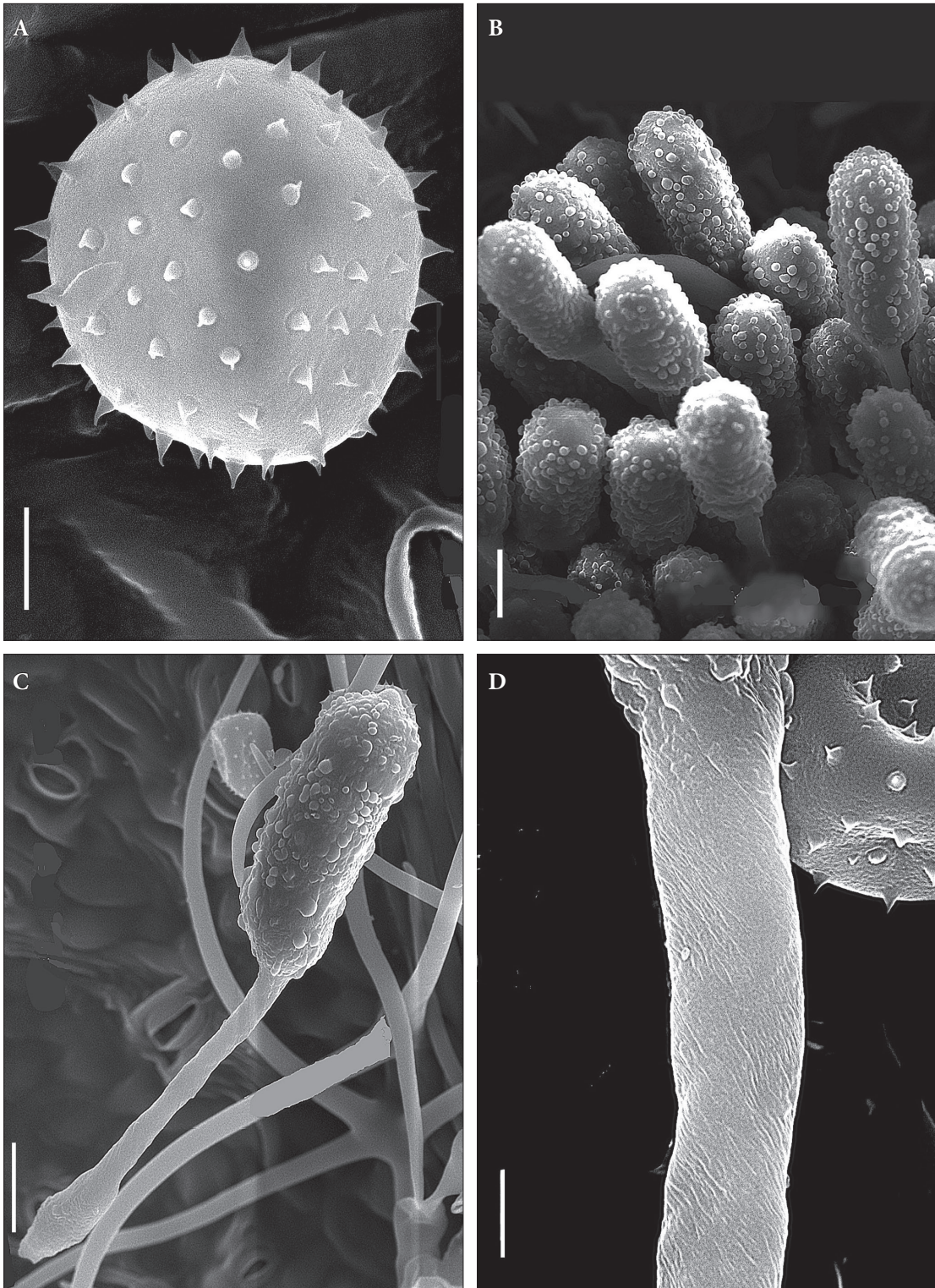


Fig. 3. *Phragmidium violaceum* on *Rubus hirtus*. A: urediniospore; B: telium; C: teliospore; D: upper part of teliospore pedicel. Scale bars: 5 μm (A, D), 20 μm (B, C)

with spines at intervals of 3–4 μm ; germ pores unclear. Telia on the lower side of leaves, usually small, rarely larger, up to 0.5 mm diam., black; paraphyses along the edges of telia, clavate, curved; teliospores usually of 5–9 cells, 70–120 $\times$ 27–33 μm , not constricted at transverse septa, rounded at the base and apex, bluntly pointed or with a yellowish sharp papilla up to 11 μm long; wall chestnut-brown, two-layered, 3–5 μm thick, densely covered with small, irregular, flat warts; 3 germ pores in each cell; pedicel hygroscopic, longer or shorter than the spore, twisted in the upper part, thickened in the lower part.

General distribution. 0, I, II, III — on *Rubus idaeus* L. and other species of the subgenus *Idaobatus* (Focke) Focke: Europe, Holarctic Asia and North America (also introduced into Australia and New Zealand).

Distribution in Ukraine. On *Rubus idaeus* L.: **Carpathian Forests.** Ivano-Frankivsk Region, Carpathian National Nature Park (Dudka et al., 2019); Kolomyia District, Velykyi Klyuchiv village, 19.10.1880 (Raciborski, 1888); Nadvirna District, Chornohora massif (Wróblewski, 1916); Gorgany Nature Reserve (Heluta et al., 2011; Tykhonenko, Heluta, 2011; Dudka et al., 2019). Lviv Region, Drohobych District, Skole Beskids National Nature Park (Dudka et al., 2019); Sambir District, Holovetsko village (Namysłowski, 1914); Kryvka village, 03.09.1984 (Heluta); Stryi District, Skole (Namysłowski, 1914). Transcarpathian Region, Carpathian Biosphere Reserve (Dudka et al., 2019); Uzhhorod District, Kostryna village, 04.09.1954 (Smitska); Stavne village, 03.09.1954 (Smitska); Khust District, Synevyr National Nature Park (Dudka et al., 2019; Tykhonenko, Dudka, 2014); near Lake Synevyr, 21.07.1986 (Dudka); bank of the Chorna river, 30.08.2013 (Dudka). — **Central (Right Bank) Polissya.** Zhytomyr Region, Zhytomyr District, Turchynka village, 05.09.1947, 02.07.1948 (Radzievskyi); Korosten District, Hladkovychi village, 27.05.1946 (Moskovets), 27.08.1949 (Sokolova); Novohrad-Volynsky District, Kolodyanka village, 10.08.1985. Kyiv, park of Kyiv Polytechnic University, 19.10.1923 (Tselle, 1925); Pushcha-Vodytsia, 03.09.1924 (Tselle, 1925). Kyiv Region, Bucha District, Spartak railway station, 11.08.1947 (Yefimova). — **Cis-Carpathian Forests.** Lviv Region, Sambir District, Rudky, 20.07.1917 (Wróblewski, 1922a); Stryi District, Pidhirtsi village, 26.07.1917 (Petrak, 1925),

12.07.1917 (Wróblewski, 1922a). — **Kharkiv Forest-Steppe.** Sumy (Strakhov, 1926). Kharkiv Region, Bohodukhiv (Jaczewski, 1912). — **Left Bank Forest-Steppe.** Chernihiv Region, Nizhyn District, Borzna (Jaczewski, 1910), 08.08.1909 (Nevodovskiy); Pryluky District, Kykoly village, 31.08.2006 (Tykhonenko, Dudka, 2007); Ichnia National Nature Park (Dudka et al., 2009). Poltava Region, Myrhorod District, Khomutets village, 06.10.1914 (Spangenberg). — **Left Bank Polissya.** Chernihiv Region, Novhorod-Siverskyi District, Mezynskyi National Nature Park (Dudka et al., 2009); Mezyn village, 23.09.2005 (Holubtsova, Tykhonenko, 2005; Holubtsova, 2008); Rohivka village, 10.07.2004 (Holubtsova, Tykhonenko, 2005; Holubtsova, 2008); Uzruy village, 21.06.2004 (Holubtsova, Tykhonenko, 2005; Holubtsova, 2008). — **Lesser Polissya.** Lviv Region, Lviv District, Dublyany (Krupa, 1889, Namysłowski, 1914). — **Right Bank Forest-Steppe.** Kyiv, Fomin Botanical Garden, 27.07.1926 (Girzhytska, 1926); Holosiiv, 07.1934 (Berehova); Kyiv Region, near Bila Tserkva, 06.09.1923 (Hrodzinska, 1929); Bila Tserkva District, Stavyshe, 20.09.1924 (Hrodzinska, 1929). Cherkasy Region, Cherkasy District, Smila, 12.09.1923 (Girzhytska). — **Right Bank Grass-Meadow Steppe.** Zaporizhzhia, 14.09.1931 (Pylypenko). — **Roztochchya Forests.** Lviv Region, Lviv District, Maidan village, 04.09.1909 (Rouppert, 1911); Yavoriv District, Ivano-Frankove village (Krupa, 1888). — **Transcarpathia.** Transcarpathian Region, Mukacheve District, Svalyava, 14.09.1954 (Smitska). — **Western Forest-Steppe.** Khmelnytskyi Region, Kamianets-Podilsky District, Dunaivtsi, 14.10.1925 (Panasyuk); Kamianets-Podilskyi, Podilsky Tovtry National Nature Park (Heluta et al., 2016), 23.09.1932 (Moskovets); Dovzhok village, 03.11.1925 (Panasyuk); Verbka village, 11.07.1983. Ternopil Region, Chortkiv District, Babyntsi village, 10.08.1913 (Wróblewski, 1914); Vynatyntsi village, 11.08. (Wróblewski, 1914). — **Western Polissya.** Rivne Region, Sarny District, Dubrovytsia, 19.09.1953 (Solomakhina, 1962). — **Western Ukrainian Forests.** Near Lviv, 12.09.1909 (Raciborski, 1909), 18.06.1917 (Wróblewski, 1922a). Ternopil Region, Ternopil District, Lisnyky village (Bobyak, 1907).

4. *Phragmidium violaceum* (Schultz) Brockm., Arch. Ver. Freunde NatGesch. Mecklenb. 17: 236. 1863 $\equiv$ *Puccinia violacea* Schultz, Prodr. Fl. Starg.: 459. 1806.

Spermogonia subcuticular, in small dense groups on the upper side of leaves in the centre of reddish spots. Aecia scattered or in groups, on the lower side of leaves, round, about 1 mm diam., orange-yellow, pulverulent, correspond to purple spots on the upper side of leaves; paraphyses along the edges of aecia, clavate or slightly capitate, straight or slightly curved, thin-walled, $60 \times 18 \mu\text{m}$; aeciospores spherical or broadly ellipsoid, $24\text{--}30 \times 17\text{--}24 \mu\text{m}$; wall $2.5\text{--}4.0 \mu\text{m}$ thick, colourless, covered with hemispherical or somewhat flattened warts with small spines at the tops. Uredinia on the lower side of leaves, round, small, rarely up to 1 mm diam., often merging several at a time, orange-yellow, pulverulent; yellow spots form on the upper side of the leaves, later turning brown; paraphyses along the edges of uredinia, capitate or clavate thin-walled, $45\text{--}60 \times 14\text{--}22 \mu\text{m}$; urediniospores broadly ellipsoid, spherical or obovate, $24\text{--}33 \times 18\text{--}25 \mu\text{m}$; wall $3\text{--}4 \mu\text{m}$ thick, colourless, covered with large and noticeable spines at intervals of $3\text{--}5 \mu\text{m}$; germ pores unclear. Telia on the lower side of leaves, up to $1\text{--}3 \text{ mm}$ diam., often merging several at a time into larger clusters, corresponding to purple or violet round spots on the upper side of leaves; teliospores of 4, less often of 3 or 5 cells, $55\text{--}100 \times 32\text{--}36 \mu\text{m}$, not constricted at the transverse septa, rounded at the base, rounded at the apex or with a hemispherical papilla up to $5 \mu\text{m}$ high; wall yellow-brown, two-layered, $4\text{--}7 \mu\text{m}$ thick, covered with irregular hemispherical warts and irregularities on most of the surface; $3\text{--}4$ germ pores in each cell; pedicel hygroscopic, colourless, twisted in the upper part, thickened in the lower part, up to $140 \mu\text{m}$ long.

General distribution. 0, I, II, III — on species of the genus *Rubus*: Europe and Holarctic Asia (also introduced into many other regions).

Distribution in Ukraine. On *Rubus caesius* L.: **Left Bank Grass Steppe.** Mykolaiv Region, Mykolaiv District, Black Sea Biosphere Reserve (Dudka et al., 2009), Volyzhyn Lis, 17.10.2006 (Heluta et al., 2007). — **Left Bank Polissya.** Chernihiv Region, Novhorod-Siverskyi District, Vyshenki village, 16.08.2004 (Holubtsova, Tykhonenko, 2005; Holubtsova, 2008). — **Right Bank Forest-Steppe.** Cherkasy Region, Kaniv Nature Reserve (Solomakhina, Prudenko, 1998; Solomakhina et al., 1994; Dzhagan et al., 2008).

On *Rubus candicans* Weihe: **Transcarpathia.** Transcarpathian Region, near Uzhhorod,

22.08.1961 (Fodor); Berehove District, near Vynohradiv, 31.08.1984 (Heluta); Khust District, near Khust, 17.09.1953 (Smitska).

On *Rubus canescens* DC.: **Mountain Crimea.** (Dudka et al., 2004); Chuchelsky Pass (Gutsevich, 1952). — **South Coast of Crimea.** (Dudka et al., 2004); Sudak (Tranzschel, 1939; Gutsevich, 1952).

On *Rubus discolor* Weihe & Nees: **South Coast of Crimea.** (Dudka et al., 2004).

On *Rubus hirtus* Waldst. & Kit.: **Lesser Polissya.** Lviv Region, Chervonohrad District, near Radekhiv, 14.08.1985. — **Western Ukrainian Forests.** Ternopil Region, Ternopil District, Kuryany village, 16.08.1985.

On *Rubus* sp.: **Right Bank Forest-Steppe.** Kyiv (Tranzschel, 1939). — **Roztochchya Forests.** Lviv Region, Yavoriv, 23.08.1917 (Wróblewski, 1922a); Yavoriv District, Berdykhiv village, 09.1908 (Namysłowski, 1910); Nemyriv, 15.08.1918 (Wróblewski, 1922a). — **South Coast of Crimea.** Crimea, Alushta, 16.08.1916 (Garbowski, 1924); near Yalta (Tranzschel, 1902), 21.09.1999 (Kuzub, Tykhonenko, 2000). — **Transcarpathia** (Lavitska, 1958). — **Western Ukrainian Forests.** Near Lviv (Namysłowski, 1914).

Four species of the genus *Phragmidium* that parasitize plants of the genus *Rubus* are known in Ukraine, of which *P. acuminatum* has not been recorded for more than 90 years (last time reported in 1933). This species is a specialized parasite of the stone bramble (*Rubus saxatilis*), which according to modern views (Huang et al., 2023) belongs to *Rubus* subg. *Melanobatus* (Greene) House. Three other species are widespread in Ukraine. *Phragmidium rubi-idaei* parasitizes raspberries (*Rubus idaeus*) of the subgenus *Idaeobatus*. *Phragmidium bulbosum* and *P. violaceum* infect representatives of *Rubus* subg. *Rubus* and can both parasitize plants of the same species. In Ukraine, they were observed on *Rubus caesius*, *R. candicans*, *R. canescens* and *R. hirtus*. However, these species clearly differ in their morphological features: most teliospores of *Phragmidium violaceum* are 4-celled with an apical hemispherical papilla up to $5 \mu\text{m}$ high (Fig. 3B, C), while in *P. bulbosum* teliospores are mostly 4–8-celled with an apical cylindrical or conical papilla up to $12 \mu\text{m}$ high (Fig. 1B, C). The twisting of the upper part of teliospore pedicel in species of the genus *Phragmidium* parasitizing species of the genus *Rosa*, reported in our earlier article (Tykhonenko, 2024), is also observed in

Phragmidium bulbosum (Fig. 1D), *P. rubi-idaei* (Fig. 2D) and *P. violaceum* (Fig. 3D).

Acknowledgement

The author is sincerely grateful to Vitaliy 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. Supplements to the mycology of Eastern Galicia. Fungi in the vicinity of Berezhany. *Zbirnyk matematychno-pryrodopysnolikarskoi sekcii 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.]
- Bratus V.N. 1949. The main diseases of tree species of the Bakhchisarai forestry enterprise of the Crimean region. *Trudy Kievskogo selskokhozyaystvennogo instituta*, 5: 270–279. [Братусь В.Н. 1949. Главнейшие болезни древесных пород Бахчисарайского лесхоза Крымской области. *Труды Киевского сельскохозяйственного института*, 5: 270–279.]
- Dudka I.O., Heluta V.P., Andrianova T.V., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Prydiuk M.P., Holubtsova Yu.I., Kryvomaz T.I., Dzhan 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., Dzhan 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., Dzhan 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.]
- Dzhan V.V., Prudenko M.M., Heluta V.P. 2008. *Fungi of the Kaniv Nature Reserve*. Kyiv: Kyivskiy universytet, 271 pp. [Джаган В.В., Пруденко М.М., Гелюта В.П. 2008. *Гриби Канівського природного заповідника*. Київ: Київський університет, 271 с.]
- Ganeshin S.S., Bondartseva-Monteverde V.N. 1922. 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 mikologicheskoyu obsledovaniyu Rossii*, 5(4): 1–32. [Ганешин С.С., Бондарцева-Монтеверде В.Н. 1922. К микологической флоре Полтавской губ. Грибы, собранные С.С. Ганешиним 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. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/106609#page/259/mode/1up>
- Gomez D.R., Evans K.J., Baker J., Harvey P.R., Scott E.S. 2008. Dynamics of introduced populations of *Phragmidium violaceum* and implications for biological control of European blackberry in Australia. *Applied and Environmental Microbiology*, 74(17): 5504–5510. <https://doi.org/10.1128/AEM.02885-07>
- Girzhyska Z. 1926. Fungi that were collected during the autumn of 1925 and the spring and summer of 1926. *Visnyk Kyivskoho botanichnoho sadu*, 4: 22–33. [Гіжицька З. 1926. Гриби що було зібрано протягом осені 1925 та весни й літа 1926 років. *Вісник Київського ботанічного саду*, 4: 22–33.]
- Gutsevich S.A. 1952. *Survey of rust fungi of the Crimea*. Leningrad: Izdatelstvo LGU, 172 pp. [Гуцевич С.А. 1952. *Обзор ржавчинных грибов Крыма*. Ленинград: Издательство ЛГУ, 172 с.]
- Heluta V.P. 1989. *Flora of fungi of Ukraine. Powdery mildew fungi*. 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 philophilic and herbophilic fungi of the Karadag State Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 41(4): 33–37. [Гелюта В.П., Андріанова Т.В. 1984. Фітопатогенні філофільні та гербофільні гриби Карадагського державного заповідника. *Український ботанічний журнал*, 41(4): 33–37.]

- Heluta V.P., 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. Борошнистороссяні, 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., Tykhonenko Yu.Ya., Umanets O.Yu. 2007. Powdery mildew and rust fungi of the Volhyzhyn Forest (Black Sea Biosphere Reserve of the NAS of Ukraine). *Ukrainian Botanical Journal*, 64(5): 693–702. [Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Уманець О.Ю. 2007. Борошнистороссяні та іржасті гриби Волижиного лісу (Чорноморський біосферний заповідник НАН України). *Український ботанічний журнал*, 64(5): 693–702.]
- Heluta V., Hayova V., Tykhonenko Yu., Dzhagan V., Umanets O. 2010. Microfungi on plants from Tendra Island (Ukraine, Black Sea). *Polish Botanical Journal*, 55(2): 441–449. http://bomax.botany.pl/cgi-bin/pubs/data/article_pdf?id=2250
- Heluta V.P., Hayova V.P., Tykhonenko Yu.Ya., Malanyuk V.B., Slobodyan O.M. 2011. Fungi of the Gorgany Nature Reserve. *Pryroda Zakhidnoho Polissya ta 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.]
- 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. Materials for the fungal flora of Bila Tserkva district. *Zapysky Bilotserkivskoho silskohospodarskoho politekhnikumy*, 1(1): 193–200. [Гродзинська В.П. 1929. Матеріали до грибної флори Білоцерківщини. *Записки Білоцерківського сільськогосподарського політехнікуму*, 1(1): 193–200.]
- Huang T.-R., Chen J.-H., Hummer K. E., Alice L. A., Wang W.-H., He Y., Yu S.-X., Yang M.-F., Chai T.-Y., Zhu X.-Y., Ma L.-Q., Wang H. 2023. Phylogeny of *Rubus* (Rosaceae): Integrating molecular and morphological evidence into an infrageneric revision. *Taxon*, 72(2): 278–306. <https://doi.org/10.1002/tax.12885>
- Jaczewski A.A. 1910. *Ezhegodnik svedeniy o boleznyakh i povrezhdeniyakh kulturnykh i dikorastushchikh rasteniy. 5-y god — 1909* (Yearbook of information about diseases and injuries of cultivated and wild plants. The 5th year — 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* (Yearbook of information about diseases and injuries of cultivated and wild plants. The 6th year — 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.]
- Kondratyuk E.N., Burda R.I., Chuprina T.T., Khomyakov M.T. 1988. *Luganskiy gosudarstvennyi zapovednik*. Kyiv: Naukova Dumka, 188 pp. [Кондратюк Е.Н., Бурда Р.И., Чуприна Т.Т., Хомяков М.Т. 1988. *Луганский государственный заповедник*. Киев: Наукова думка, 188 с.]
- 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*, 22(2): 12–47.
- Krupa J. 1889. Zapiski mykologiczne przeważnie z okolic Lwowa i z Karpat Stryjskich. *Sprawozdanie Komisji Fizyograficznej*, 23: 141–169.
- Kuzub V.V., Tykhonenko Yu.Ya. 2000. Rust fungi (order Uredinales) of the 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. 1958. Parasitic fungal flora of green plantations of Zakarpattia Region. 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.]
- Léveillé J.H. 1842. *Observations médicales et énumérations des plantes recueillies en Tauride*. In: *Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, par la Hongrie, la Valachie et la Moldavie*. Tome 2. Paris: Ernest Bourgin et Co, pp. 33–242.
- Marks G.C., Pascoe I.G., Bruzzese E. 1984. First record of *Phragmidium violaceum* on blackberry in Victoria. *Australasian Plant Pathology*, 13: 12–13.
- Matsulevych B.P. 1925. Materials for the microflora of Volyn. *Lystok borotby zi shkidnykamy. Byuleten Kyivskoi stantsii zakhys-tu roslyn vid shkidnykiv (STAZRO)*, 4: 25–29. [Мацулевич Б.П. 1925. Матеріали до мікрофлори Волині. *Листок боротьби зі шкідниками. Бюлетень Київської станції захисту рослин від шкідників (СТАЗРО)*, 4: 25–29.]

- Namysłowski B. 1910. Przyczynek do mykologii Galicji. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 44(3): 43–48. <https://rcin.org.pl/dlibra/publication/49697/edition/49721>
- Namysłowski B. 1911. Prodrum Uredinearum Galiciae et Bukowinae. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 45(3): 65–146. <https://rcin.org.pl/dlibra/publication/49696/edition/45118>
- Namysłowski B. 1914. Śluzowce i grzyby Galicji i Bukowiny. *Pamiętnik Fizyograficzny*, 22(4): 1–151.
- Petrak F. 1925. Beiträge zur Pilzflora Südost-Galizien und der Zentralkarpathen. *Hedwigia*, 65(6): 179–330.
- Prydiuk M.P., Dudka I.O., Tykhonenko Yu.Ya. 1997a. Rust fungi of the plant communities of the Dnipro-Orel Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 54(6): 575–577. [Придюк М.П., Дудка І.О., Тихоненко Ю.Я. 1997а. Іржасті гриби рослинних угруповань Дніпровсько-Орельського заповідника. *Український ботанічний журнал*, 54(6): 575–577.]
- Prydiuk N.P., Dudka Y.A., Tykhonenko Yu.Ya. 1997b. Rust fungi in the phytocenoses of the Dnipro-Orel Reserve. *Mikologiya i fitopatologiya*, 31(5): 44–51. [Придюк Н.П., Дудка І.А., Тихоненко Ю.Я. 1997b. Ржавчинні гриби в фітоценозах Дніпровсько-Орельського заповідника. *Микологія і фітопатологія*, 31(5): 44–51.]
- Raciborski M. 1888. Materyały do flory grzybów Polski. I. Rdze (Uredineae). *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 21: 49–64.
- Raciborski M. 1909. Mycotheca polonica (Część 1, nr. 1–50). *Kosmos*, 34: 1166–1172.
- Rayevska I.O., Komaretska K.M. 1949. On the study of mycoflora of the Kaniv Biogeographical Reserve. *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.]
- Rouppert K. 1911. Przyczynek do znajomości grzybów Galicji i Bukowiny. *Kosmos*, 36: 936–944.
- Solomakhina V.M. 1962. Fungi causing diseases of agricultural and garden plants from the Western Ukrainian Polissya. *Visnyk Kyivskoho universytetu. Seriya Biologiya*, 5(2): 3–6. [Соломахіна В.М. 1962. Гриби — збудники хвороб сільськогосподарських та садових рослин з Західноукраїнського Полісся. *Вісник Київського університету. Серія Біологія*, 5(2): 3–6.]
- Solomakhina V.M., Prudenko M.N. 1998. Fungi (Mycobiota) of the 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.]
- Solomakhina V.M., Kozhushko N.V., Prudenko M.N. 1994. Phytotrophic micromycetes of the Zmiini Islands of the Kaniv Reserve (Ukraine). *Mikologiya i Fitopatologiya*, 28(2): 27–33. [Соломахіна В.М., Кожушко Н.В., Пруденко М.Н. 1994. Фітотрофні мікромицети Змеїних островів Канівського заповідника (Україна). *Микологія і фітопатологія*, 28(2): 27–33.]
- Sredinskiy N.K. 1872–1873. Materialy dlya flory Novorossiyskogo kraia i Bessarabii. *Zapiski Novorossiyskogo obshchestva estestvoispytateley*, 1(1, 2), 2(1): 1–291. [Срединский Н.К. 1872–1873. Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. *Записки Новороссийского общества естествоиспытателей*, 1(1, 2), 2(1): 1–291.]
- Strakhov T. 1926. Report on the work of the Sumy observatory of plant diseases in 1926. *Trudy Sumskoy selskokhozyaystvennoy ispytatelnoy stantsii*, 22. [Страхов Т. 1926. Отчет о работе Сумского наблюдательного пункта по болезням растений за 1926 г. *Труды Сумской сельскохозяйственной испытательной станции*, 22.]
- Tranzschel V.A. 1902. Materials for the mycological flora of Russia. I. List of fungi collected in the Crimea in 1901. *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. 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.Yu. 1913. List of parasitic fungi collected in Kharkov Province. *Travaux de la Société des naturalistes à l'Université Imperiale de Kharkiv*, 46: 1–16. [Требу О.Ю. 1913. Список паразитических грибов, собранных в Харьковской губ. *Труды Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете*, 46: 1–16.]
- Tselle M.O. 1925. *Fungal diseases of plants in the Kyiv Region in 1923–1924*. Kyiv: Kyivska stantsiya zakhystu roslyn vid shkidnykiv (STAZRO), 28 pp. [Целле М.О. 1925. *Грибні хвороби рослин на Київщині в 1923–24 рр.* Київ: Київська станція захисту рослин від шкідників (СТАЗРО), 28 с.]
- 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>
- Tykhonenko Yu.Ya., Dudka I.O. 2005a. Rust fungi of the National Nature Park "Svyati Hory". *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 the Luhansk Nature Reserve. In: *Zbirnyk naukovykh prats Luhanskoho natsionalno ahrarnoho universytetu. Seriya Biologichni nauky. Spetsialnyi vypusk "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 Natural 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.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.02.235>
- Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P. 2011. Powdery mildew and rust fungi of the Gorgany Nature Reserve. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(6): 853–864. [Тихоненко Ю.Я., Гелюта В.П. 2011. Борошнисторосся та іржасті гриби Природного заповідника "Горгани". *Український ботанічний журнал*, 68(6): 853–864.]
- Tykhonenko Yu.Ya., Heluta V.P. 2014. Rust fungi of the 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.] <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.04.489>
- Vargas-Gaete R., Doussoulain H., Smith-Ramírez C., Bravo S., Salas-Eljatib C., Andrade N., Trávníček B. 2019. Evaluation of rust pathogenicity (*Phragmidium violaceum*) as a biological control agent for the invasive plant *Rubus ulmifolius* on Robinson Crusoe Island, Chile. *Australasian Plant Pathology*, 48(8): 201–208. <https://doi.org/10.1007/s13313-019-0615-y>
- Varlikh V. 1896. Parazitnye gribki v Krymu letom 1895 goda. *Selskoe khozyaystvo i lesovodstvo*, 183(9): 475–490. [Варлих В. 1896. Паразитные грибки в Крыму летом 1895 года. *Сельское хозяйство и лесоводство*, 183(9): 475–490.]
- Wróblewski A. 1913. Przyczynek do znajomości grzybów Pokucia. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 47(2): 147–178. <https://rcin.org.pl/dlibra/publication/49693/edition/39041>
- Wróblewski A. 1914. Przyczynek do znajomości grzybów Podola. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 48(2): 3–15. <https://rcin.org.pl/dlibra/publication/49691/edition/39040>
- Wróblewski A. 1916. Drugi przyczynek do znajomości grzybów Pokucia i Karpat Pokuckich. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 50: 82–154. <https://rcin.org.pl/dlibra/publication/49689/edition/39038>
- Wróblewski A. 1922a. 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. <https://rcin.org.pl/dlibra/publication/49685/edition/39034>
- Wróblewski A. 1922b. Grzyby zbioru Józefa Krupy z okolic Lwowa, Buczacza, Skolego i Tatr. *Kosmos*, 47: 51–59.
- Wróblewski A., Biborski T. 1912. Przyczynek do znajomości grzybów powiatu Lwowskiego. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej Polskiej Akademii Umiejętności*, 46(2): 177–181. <https://rcin.org.pl/dlibra/publication/49694/edition/42301>
- Yakovlyev M.O. 1930. List of diseases of garden and vegetable crops in the region of Mliiv Experimental Station. *Pratsi Mliivskoi sadovo-horodnoi doslidnoi stantsii. Viddil fitopatologii*, 44: 1–13. [Яковлев М.О. 1930. Список хвороб садових і городніх культур району Мліївської дослідної станції. *Праці Мліївської садово-городньої дослідної станції. Відділ фітопатології*, 44: 1–13.]

Види роду *Phragmidium* (*Pucciniales*) — паразити ожин (*Rubus: Rosaceae*) в Україні

Ю.Я. ТИХОНЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

Реферат. В Україні відомо чотири види роду *Phragmidium*, які паразитують на рослинах роду *Rubus*, із них *P. acuminatum* не реєструвався вже понад 90 років (остання знахідка датована 1933 р.). Цей вид є спеціалізованим паразитом косяниці (*Rubus saxatilis*), яка за сучасними поглядами належить до підроду *Melanobatus*. Три інші види є широко розповсюдженими в Україні. *Phragmidium rubi-idaei* паразитує на малині (*Rubus idaeus*), яка належить до підроду *Idaeobatus*, а *Phragmidium bulbosum* і *P. violaceum* розвиваються на представниках підроду *Rubus* і можуть паразитувати на рослинах одного й того ж виду. В Україні обидва види відмічені на *Rubus caesius*, *R. candicans*, *R. canescens* і *R. hirtus*. Однак за морфологічними ознаками вони чітко відрізняються: більшість теліоспор *Phragmidium violaceum* 4-клітинні з верхівковим напівкулястим сосочком 5 мкм заввишки, тоді як у *P. bulbosum* теліоспори здебільшого 4–8-клітинні з верхівковим циліндричним або конічним сосочком заввишки до 12 мкм. Скрученість верхньої частини ніжки теліоспор у видів роду *Phragmidium*, які паразитують на видах роду *Rosa*, відмічена також і у *Phragmidium bulbosum*, *P. rubi-idaei* та *P. violaceum*. Стаття ілюстрована мікрофотографіями, отриманими за допомогою сканувального електронного мікроскопа.

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



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.128>

RESEARCH ARTICLE

Вплив праймінгу мелатоніном на проростання зернівок, метаболізм вуглеводів і стан антиоксидантної системи у *Triticum aestivum* (Poaceae) за умов посухи та сольового стресу

Дмитро А. ТАРАБАН^{1,2} , Юрій В. КАРПЕЦЬ¹ , Тетяна О. ЯСТРЕБ² ,
Ганна А. ЛУГОВА¹ , Віктор М. ПИСАРЕНКО³ , Юрій Є. КОЛУПАЄВ^{2,3*} 

¹ Державний біотехнологічний університет,
вул. Алчевських 44, Харків 61022, Україна

² Інститут рослинництва ім. В.Я. Юр'єва НААН України,
проспект Героїв Харкова 142, Харків 61060, Україна

³ Полтавський державний аграрний університет,
вул. Сковороди 1/3, Полтава 36003, Україна

* Автор для листування: plant_biology@ukr.net

Реферат. Обробка рослин мелатоніном (*N*-ацетил-5-метокситриптамін) може підвищувати стійкість рослин за дії абіотичних стресів різної природи, у тому числі посухи та засолення. Однак недостатньо дослідженим залишається вплив праймінгу мелатоніном зернівок злаків, зокрема пшениці, на їхнє проростання і стан протекторних систем проростків за дії осмотичних стресів, що й визначило мету роботи. Оцінювали вплив 3-годинної інкубації зернівок озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* 'Етана') у розчині мелатоніну в концентрації 20 мкМ з наступним їхнім висушуванням на схожість насіння, ріст проростків і стан їхньої антиоксидантної та осмопротекторної систем за дії модельної посухи (15% ПЕГ з мол. масою 6000 Да) або засолення (150 мМ NaCl). За впливу ПЕГ 6000 і особливо NaCl відзначалося зниження схожості насіння та інгібування росту проростків. Попередня обробка зернівок розчинами мелатоніну істотно пом'якшувала ці ефекти. Стресові чинники спричиняли зниження активності амілази у зернівках і вмісту цукрів у пагонах проростків, а обробка насіння мелатоніном усувала ці ефекти. Також праймінг мелатоніном зменшував генерацію пагонами проростків активних форм оксигену та накопичення продукту пероксидного окиснення ліпідів малонового діальдегіду за стресових умов. Висока позитивна кореляція показників проростання зернівок і росту пагонів з активністю амілази, вмістом цукрів і активністю каталази вказує на внесок змін метаболізму вуглеводів та функціонування антиоксидантної системи у реалізацію стрес-протекторної дії мелатоніну. Водночас показники вмісту проліну перебували у зворотній кореляції зі схожістю насіння і ростом та прямій кореляції з величинами генерації активних форм оксигену та вмісту малонового діальдегіду, що характеризують розвиток окиснювального стресу. Зроблено висновок про перспективність праймінгу насіння пшениці мелатоніном для посилення гермінативних процесів за несприятливих умов.

Ключові слова: *Triticum aestivum*, антиоксидантна система, мелатонін, насіння, посуха, проростання, сольовий стрес, стійкість

ARTICLE HISTORY. Submitted 05 December 2024. Revised 31 March 2025. Published 18 April 2025

CITATION. Taraban D.A., Karpets Yu.V., Yastreba T.O., Lugova A.A., Pysarenko V.M., Kolupaev Yu.E. 2025. Effect of melatonin priming on seed germination, carbohydrate metabolism, and antioxidant system in *Triticum aestivum* (Poaceae) under drought and salt stress. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(2): 128–143. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.128>

© 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

Останніми роками одним із магістральних напрямів функціональної біології рослин стало вивчення ролі нової групи сполук, умовно об'єднаних терміном "рослинні нейротрансмітери" (Akula, Mukherjee, 2020). До них зокрема належать мелатонін, серотонін, дофамін, ацетилхолін, γ -аміномасляна кислота, які добре відомі насамперед як медіатори передачі нервового збудження у тварин (Raza et al., 2022). Проте всі ці сполуки є мультифункціональними метаболітами рослин. Особливо динамічно накопичуються знання про функції у рослин мелатоніну (*N*-ацетил-5-метокситриптамін) (Colombage et al., 2023; Taboada et al., 2023). Останнім часом він розглядається як ще один індольний гормон, який утворюється зі спільного з ауксином попередника — триптофану (Li et al., 2019). Показано вплив мелатоніну на фізіологічні процеси у рослин на різних етапах онтогенезу (проростання насіння, розвиток коренів, старіння листків, цвітіння, визрівання плодів тощо) (Pan et al., 2023; Zhao, Hu, 2023; Wang et al., 2024). Водночас мелатонін розглядається не тільки як гормон росту рослин, скільки як стресовий метаболіт з прямими (передусім антиоксидантними) та опосередкованими протекторними ефектами (Fan et al., 2018; Arnao, Hernández-Ruiz, 2019). Останні зумовлені тісними функціональними зв'язками мелатоніну з ключовими молекулами-посередниками, тобто активним залученням у сигнальну мережу і регуляцію адаптивних реакцій. Саме це створює підстави вважати мелатонін не лише стресовим метаболітом, а й ще одним гормоном рослин (Arnao, Hernández-Ruiz, 2019).

Показано, що реакція рослин на дію стрес-факторів різної природи часто супроводжується підвищенням вмісту ендogenous мелатоніну (Hassan et al., 2022). Водночас у численних дослідженнях за обробки екзогенним мелатоніном зафіксовані ефекти підвищення стійкості рослин різних таксономічних груп до дії різноманітних абіотичних стресорів, зокрема екстремальних температур, посухи, засолення, важких металів, УФ та ін. (Agathokleous et al., 2021; Tiwari et al., 2021; Zeng et al., 2022; Kolupaev et al., 2024a). Захисні ефекти мелатоніну пов'язують як із посиленням неспецифічних (загальних) реакцій (активацією антиоксидантної

системи, накопиченням мультифункціональних стресових метаболітів тощо), так і досить специфічних (наприклад, посиленням експресії холодочутливих генів сімейств CBF і COR, транскрипційних факторів генів теплового шоку, а також генів аквапоринів) (Fu et al., 2024; Kolupaev et al., 2024a).

Зауважимо, що увага багатьох дослідників сфокусована саме на з'ясуванні впливу мелатоніну на стійкість рослин до осмотичних стресів (Siddiqui et al., 2019; Yadav et al., 2022). Зокрема, позитивні ефекти мелатоніну на стійкість рослин до посухи можуть бути зумовлені регуляцією ним стану антиоксидантної системи (наприклад, активацією експресії генів аскорбат-глутатионового циклу) (Cui et al., 2017) у поєднанні з впливом на енергетичні процеси (активація експресії генів ряду ферментів гліколізу) (Cui et al., 2018). Важливою складовою впливу мелатоніну на стійкість рослин до зневоднення є і модуляція вмісту проліну (Zamani et al., 2019; Li et al., 2020) та інших низькомолекулярних сполук (Hossain et al., 2020; Ayyaz et al., 2022). Також за умов сольового стресу мелатонін бере участь у стабілізації вмісту іонів в клітинах (Ismail et al., 2024).

Зернові злаки вирізняються високою чутливістю до екзогенного мелатоніну і стали поширеними об'єктами, що використовуються в дослідженнях його стрес-протекторної дії. Такі дані отримано на різних видах за умов посухи й засолення. За умов осмотичного стресу, створеного ПЕГ 6000, показано підвищення індексу проростання зернівки пшениці та зменшення інгібування їхнього лінійного росту при додаванні в середовище 300 мкМ мелатоніну (Li et al., 2020). У дослідному варіанті відзначалося зростання активності супероксиддисмутази і зменшення спричинюваних сольовим стресом пошкоджень плазматичної мембрани.

За сольового стресу у водній культурі додавання мелатоніну до живильного розчину сприяло проростанню зернівки пшениці та росту органів проростків, однак такі ефекти були характерні не для всіх досліджуваних сортів (Zang et al., 2022). У гідропонній культурі також відзначався позитивний вплив додавання мелатоніну на ріст проростків пшениці при сольовому стресі. Показово, що ці ефекти супроводжувалися посиленням синтезу ендogenous мелатоніну та збільшенням вмісту поліамінів (Ke et al., 2018).

Додавання мелатоніну до розчину NaCl, на якому пророщували зернівки пшениці, зменшувало негативний вплив стресу, при цьому відзначалося зростання вмісту гіберелінів у проростках (Wang et al., 2022). На прикладі проростків кукурудзи, підданих сольовому стресу, показано вплив мелатоніну на експресію генів, пов'язаних з метаболізмом крохмалю та сахарози (Wang et al., 2024). Фолярна обробка проростків пшениці мелатоніном зменшувала інгібування їхнього росту, спричинюване дією NaCl, підвищувала активність антиоксидантних ферментів у листках (Yan et al., 2023) та підсилювала експресію генів транспортерів Na⁺ (Khan et al., 2024).

Незважаючи на те, що протягом останніх років проведено чимало досліджень впливу екзогенного мелатоніну на стійкість зернових злаків до осмотичного або сольового стресів, залишаються недостатньо вивченими його ефекти при праймуванні насіння. Методика останнього, адаптована для практичного використання, передбачає не лише замочування насіння у воді або розчинах досліджуваних сполук, а й обов'язкове наступне висушування зернівок до вихідної вологості (Waqas et al., 2019). Такий підхід майже не використовувався при дослідженні стрес-протекторного впливу мелатоніну на зернові злаки. При цьому найчастіше вивчався вплив обробки насіння мелатоніном не на проростання зернівок в стресових умовах, а на ріст рослин за помірного стресового навантаження. Наприклад, показано, що 4-годинне замочування насіння пшениці у розчинах мелатоніну з їхнім наступним висівом у ґрунт, зрошуваний морською водою, підвищувало ростові показники, вміст хлорофілу, цукрів і фенольних сполук у листках 3-тижневих рослин (Sadak, 2016). Проте вказана методика не передбачала повного висушування насіння перед висівом у ґрунт, а також спостереження за проростанням зернівок. Недавно було показано позитивний вплив обробки мелатоніном на проростання зернівок пшениці за умов сольового стресу (Ismail et al., 2024). Однак при цьому насіння тривалий час (протягом 20 год) перебувало у розчинах мелатоніну і не висушувалося перед наступним пророщуванням за стресових умов.

У недавньому дослідженні (Shaheen et al., 2024) повідомлялося, що 16-годинна обробка зернівок мелатоніном сприяла їхній схожості за умов ґрунтової посухи, а також поліпшувала

ріст рослин за стресових і нормальних умов, зменшувала показники генерації активних форм оксигену (АФО) та підвищувала активність антиоксидантних ферментів і вміст осмолітів. Однак у цій роботі так само не контролювалась вологість праймованого насіння. Таким чином, у більшості досліджень впливу мелатоніну на проростання зернівок і ріст проростків за стресових умов використовуються методики довготривалого замочування насіння без наступного його висушування або без контролю вологості. Такі методики не придатні для практичного використання. Крім того, відомо, що довготривале замочування насіння при праймуванні може спричиняти протрузії корінця (Sen et al., 2021). Водночас повідомляється, що висушування може бути додатковим чинником, який підвищує стійкість проростків, що розвиваються з праймованого насіння (Waqas et al., 2019).

У зв'язку з викладеним метою роботи було дослідження впливу процедури "класичного" праймінгу зернівок пшениці розчинами мелатоніну (відносно короткочасна обробка та висушування) на їхнє проростання і ріст проростків за умов модельних посухи та сольового стресу, а також метаболізм вуглеводів і окремі показники стану антиоксидантної системи.

Матеріали та методи

Рослинний матеріал та його обробка

В експериментах використовували насіння озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) сорту 'Етана' / 'Etana' (заявник "Дойче Заатфеределунг АГ" (Deutsche Saatveredelung AG), Німеччина) генерації 2023 року. Цей сорт — один з найпоширеніших іноземних сортів, вирощуваних в Україні (<https://agroportal.ua/news/rastenievodstvo/nazvano-naypopulyarnishi-sorti-pshenici-v-ukrajini>). Повідомляється про його відносно високу посухостійкість у польових умовах (Kryzhanovsky, 2019). Проте дані про стійкість цього сорту на ранніх фазах розвитку до осмотичних стресів у факторостатних лабораторних умовах в літературі відсутні.

Зернівки знезаражували 5%-м розчином гіпохлориту натрію протягом 15 хв і восьмизразово промивали стерильною дистильованою водою. Зважаючи на те, що гідропраймінг сам по собі підвищує схожість насіння злаків (Kolupaev et al., 2024b), як контрольний варіант

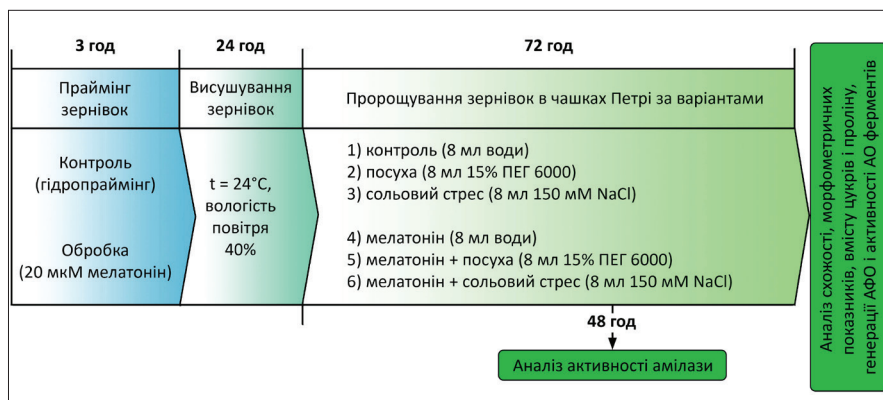


Рис. 1. Схема експерименту з дослідження впливу мелатоніну на проростання зернівок пшениці за посухи та сольового стресу. АО ферменти — антиоксидантні ферменти; АФО — активні форми оксигену

Fig. 1. Scheme of the experiment on effects of melatonin on germination of wheat grains under drought and salinity stress. АО — antioxidant enzymes; АФО — reactive oxygen species

використовували зразки насіння, витримані протягом 3 год у темному термостаті за 24°C в склянках з дистильованою водою (співвідношення об'ємів зернівок і води 1 : 4). Зразки дослідних варіантів витримували впродовж 3 год у 20 мкМ розчині мелатоніну (Alfa Aesar, США, вміст основної речовини не менше 99%), інші умови, як для контрольного варіанта (рис. 1). Режим обробки та оптимальна концентрація мелатоніну були обрані на підставі результатів попередніх експериментів (Kolupaev et al., 2023a, 2024b). Після гідропраймінгу (контроль) та обробки мелатоніном насіння на скляній поверхні висушували протягом 24 год у темному термостаті за температури 24°C і відносної вологості повітря 40% до вихідної вологості (11–12%).

По 80 приблизно однакових зернівок перенесли у чашки Петрі на подвійні фільтри, зволожені 8 мл дистильованої води (контроль), 8 мл 15% ПЕГ 6000 (посуха) або 8 мл 150 мМ NaCl (сольовий стрес). Насіння пророщували в темному термостаті за температури 24°C протягом 72 год. Через 48 год пророщування визначали загальну активність амілази у зернівках. На 3 добу пророщування (через 72 год) оцінювали схожість і ростові показники (відносну кількість пророслого насіння, масу пагонової та кореневої частини проростків). Також пагони 3-добових проростків використовували для аналізу показників про-/антиоксидантної рівноваги та вмісту розчинних вуглеводів і проліну (рис. 1). Усі біохімічні показники за винятком активності амілази визначали тільки у пагонах проростків, оскільки прямий контакт коренів з ПЕГ 6000 не дає можливості відібрати проби коренів без їхніх механічних ушкоджень, які спричиняють зміни досліджуваних показників. Активність амілази аналізували у зернівках.

Аналіз біохімічних показників

Визначення активності амілази. Загальну активність амілази визначали за кількістю відновних цукрів, що утворюються в результаті гідролізу крохмалю, за відомими протоколами (Goldstein, Jennings, 1975; Fawzi, El-Fouly, 1979) з нашими модифікаціями (Yastreb et al., 2024). Наважку рослинного матеріалу гомогенізували в 0,2 М ацетатному буфері (pH 5,6), гомогенат центрифугували на центрифугі MPW 350R (MPW MedInstruments, Польща) при 8000 g за температури не вище 4°C протягом 15 хв. Супернатант розбавляли у необхідну кількість разів тим самим буфером і аналізували. Витяжку ферменту змішували з 5 мл 2%-го розчину крохмалю та інкубували в термостаті протягом 30 хв за температури 25°C . Після цього реакцію зупиняли осадженням білків, додаючи 0,1 мл 10%-го ацетату свинцю та 0,1 мл 16%-го сульфату натрію. У контрольні проби ці сполуки додавали до внесення в них крохмалю. Вміст відновних цукрів у кожній пробі (включно з контролем з інактивованим ферментом) визначали за реакцією з реактивом Фелінга. Оптичну густину супернатанту вимірювали на спектрофотометрі UV-1280 (Shimadzu, Японія) за довжини хвилі (λ) 670 нм. Як стандарт використовували D-мальтозу.

Визначення вмісту розчинних вуглеводів. Сумарний вміст розчинних вуглеводів у пагонах проростків визначали за методом Моріса-Рое (Zhao et al., 2003) з модифікаціями. Рослинний матеріал гомогенізували у дистильованій воді, гомогенат кип'ятили протягом 10 хв. Для осадження білків до гомогенату додавали однакові об'єми розчинів сульфату цинку (30%) і жовтої кров'яної солі (15%). Проби фільтрували та за необхідності розбавляли дистильованою водою,

після чого 1 мл екстракту змішували з 3 мл антронового реактиву. Розчин порівняння замість екстракту містив 1 мл дистильованої води. Проби кип'ятили на водяній бані протягом 7 хв, охолоджували та визначали оптичну густину при $\lambda = 610$ нм. Як стандарт використовували D-глюкозу.

Визначення вмісту проліну. Використовували метод, описаний L.S. Bates зі співавт. (1973) з модифікаціями. Наважки пагонів гомогенізували у дистильованій воді, після чого гомогенат одразу протягом 10 хв кип'ятили на водяній бані. Проби охолоджували, екстракт фільтрували. У реакційних пробірках змішували по 1 мл екстракту, льодяної оцтової кислоти та нінгідринного реактиву. Пробірки, закриті ковпачками з фольги, нагрівали на киплячій водяній бані протягом 1 год. Оптичну густину визначали за $\lambda = 520$ нм. Як стандарт використовували L-пролін.

Визначення супероксидного аніон-радикала. Генерацию $O_2^{\cdot -}$ тканинами пагонів оцінювали за реакцією з нітросинім тетразолієм (НСТ) з утворенням формазану (Karpets et al., 2012). По 10 пагонів однакового розміру поміщали в бюкси з 5 мл 0,1 М К, Na-фосфатного буферу (рН 7,6), що містив 0,05% НСТ, 10 мкМ ЕДТА і 0,1% тритону X-100. Через 1 год пагони обережно вилучали з бюксів та вимірювали оптичну густину інкубаційного розчину за $\lambda = 530$ нм.

Визначення вмісту гідроген пероксиду. Наважки пагонів на льоду розтирали у 5%-му розчині трихлороцтової кислоти (ТХО). Проби центрифугували при 8000 g протягом 10 хв за температури 2–4 °C і в супернатанті визначали концентрацію H_2O_2 за допомогою феротіюціанатного методу з використанням солі Мора та тіюціанату амонію (Sagisaka, 1976). Оптичну густину продукту реакції вимірювали при $\lambda = 480$ нм.

Визначення вмісту продуктів пероксидного окиснення ліпідів (ПОЛ). Для аналізу продуктів ПОЛ (переважно малоновий діальдегід, МДА) наважку пагонів гомогенізували у розчині 0,25% 2-тіобарбітурової кислоти в 10% ТХО (дослідна проба) або у розчині лише 10% ТХО (контроль). Суміші кип'ятили в пробірках, закритих ковпачками з фольги, на водяній бані протягом 30 хв. Після цього охолоджували і центрифугували протягом 15 хв при 10000 g. Оптичну густину супернатанту вимірювали за довжини хвилі 532 нм (основний сигнал) та 600 нм (неспецифічне світлопоглинання, величину якого віднімали від основного результату A_{532}) (Kolupaev et al., 2024b).

Аналіз активності антиоксидантних ферментів. При визначенні активності каталази і гваяколпероксидази (ГПО) наважки пагонів гомогенізували на льоду в 0,15 М К, Na-фосфатному буфері (рН 7,6), що містив 0,1 мМ ЕДТА та 1 мМ дитіотрейтолу (Kolupaev et al., 2020). Гомогенат центрифугували при 8000 g протягом 10 хв за температури не вище 4 °C.

Активність каталази (КФ 1.11.1.6) аналізували при рН 7 за кількістю пероксиду водню, розкладеного за одиницю часу. Активність ГПО (КФ 1.11.1.7) визначали з використанням гваяколу як донора гідрогену та гідроген пероксиду як субстрату. Попередньо рН реакційної суміші доводили до 6,2 з використанням К, Na-фосфатного буферу. Оптичну густину продукту реакції визначали при $\lambda = 470$ нм.

Статистична обробка результатів

При визначенні впливу обробки насіння мелатоніном на проростання насіння та біомасу органів проростків кожне повторення складалося з 80 зернівок, а в кожному варіанті досліді було не менше 3-х повторень. Для біохімічних аналізів кожна наважка складалася щонайменше з 12 проростків, аналізи проводили у 3–4-разовому повторенні.

Значимість відмінностей оцінювали за *t*-критерієм Ст'юдента при $p \leq 0,05$, використовуючи пакет статистичного аналізу Statistica, версія 10.0. На рисунках наведені середні величини та їхні стандартні похибки. Матриця кореляцій Пірсона побудована у програмі Microsoft Excel.

Результати

Схожість зернівок та біомаса органів проростків

У контролі та варіанті з обробкою мелатоніном за відсутності впливу стресорів схожість зернівок пшениці сягала майже 100% (рис. 2). За модельної посухи, створеної ПЕГ 6000, вона знижувалася майже до 64%, а за дії сольового стресу — до 56%. Попередня обробка мелатоніном підвищувала відносну кількість пророслого насіння на 12 і 17% за умов посухи та сольового стресу відповідно.

За відсутності дії стресових чинників обробка насіння мелатоніном спричиняла тенденцію до збільшення маси органів проростків, однак цей ефект не був вірогідним при $p \leq 0,05$

Таблиця 1. Біомаса органів проростків пшениці за дії осмотичного і сольового стресів та мелатоніну
Table 1. Organ biomass of wheat seedlings under osmotic and salt stresses and melatonin

Варіант	Маса, мг		Загальна маса проростка	Співвідношення мас (пагін/корені)
	Пагін	Корені		
Контроль	24,5±0,8 a*	46,4±1,4 a	70,9±1,6 a	0,528
Мелатонін, 20 мкМ	26,3±0,9 a	48,0±2,0 a	74,3±2,2 a	0,548
ПЕГ 6000, 15%	5,7±0,3 c	29,6±1,1 c	35,3±1,1 c	0,192
NaCl, 150 мМ	5,0±0,2 c	26,6±1,2 c	31,6±1,2 c	0,188
ПЕГ 6000, 15% + мелатонін, 20 мкМ	8,0±0,2 b	37,6±1,4 b	45,6±1,4 b	0,213
NaCl, 150 мМ + мелатонін, 20 мкМ	6,9±0,3 bc	35,7±1,3 b	42,6±1,3 b	0,193

* Однаковими літерами позначені величини, відмінності між якими не достовірні при $p \leq 0,05$.

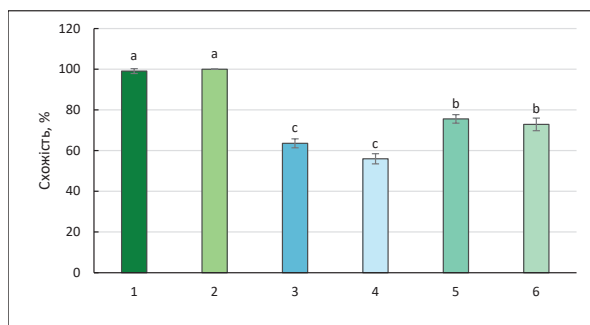


Рис. 2. Схожість зернівок пшениці за дії осмотичного та сольового стресів і мелатоніну: 1 — контроль; 2 — мелатонін (20 мкМ); 3 — ПЕГ 6000 (15%); 4 — NaCl (150 мМ); 5 — ПЕГ 6000 (15%) + мелатонін (20 мкМ); 6 — NaCl (150 мМ) + мелатонін (20 мкМ). Тут і на рис. 4–7: однаковими літерами позначені величини, відмінності між якими не достовірні при $p \leq 0,05$

Fig. 2. Germination of wheat grains under the influence of osmotic and salt stresses and melatonin. 1 — control; 2 — melatonin (20 μ M); 3 — PEG 6000 (15%); 4 — NaCl (150 mM); 5 — PEG 6000 (15%) + melatonin (20 μ M); 6 — NaCl (150 mM) + melatonin (20 μ M). Here and in Figs. 4–7: the same letters indicate values whose differences are not significant at $p \leq 0,05$

(таблиця). Під впливом модельної посухи та особливо сольового стресу різко знижувалася біомаса пагонів проростків пшениці (у 4,3 і 4,9 раза відповідно) (рис. 3). Маса коренів також істотно знижувалася. В цілому відзначалося більш ніж 2-разове зменшення загальної біомаси проростків (табл. 1). Обробка мелатоніном значно пом'якшувала інгібування росту органів проростків, спричинюване посухою та сольовим стресом (рис. 3, табл. 1). Примітно, що під впливом стресових чинників також значно зменшувалося співвідношення мас пагонів і коренів. При цьому за умов посухи

обробка зернівок мелатоніном помітно підвищувала це співвідношення, що також вказує на стрес-протекторну дію мелатоніну. Слід зауважити, що за сольового стресу такий його ефект був менш помітним.

Активність амілази у зернівках за дії стресорів і мелатоніну

Обробка мелатоніном за відсутності дії стресових чинників не впливала на загальну активність амілази у зернівках 2-добових проростків злаків (рис. 4). Посуха та сольовий стрес приблизно однаково інгібували активність ферменту в зернівках. Попередня обробка мелатоніном достовірно пом'якшувала негативний вплив посухи на активність амілази, проте слабо впливала на прояв ефекту сольового стресу (рис. 4).

Вміст розчинних вуглеводів і проліну в пагонах проростків пшениці

За відсутності стресових чинників обробка мелатоніном істотно не впливала на сумарний вміст цукрів у пагонах проростків пшениці (рис. 5A). Модельний стрес посухи та особливо дія NaCl істотно знижували вміст розчинних вуглеводів у пагонах. Попередня обробка зернівок мелатоніном за умов осмотичного стресу підвищувала вміст цукрів у пагонах майже до рівня контролю, за умов сольового стресу вміст цукрів у варіанті з праймінгом мелатоніном також зростав, хоча і не досягав значень контролю.

Вміст проліну в пагонах проростків, отриманих з насіння, праймованого мелатоніном, не відрізнявся від контролю (рис. 5B). Стреси посухи та особливо засолення істотно підвищували вміст проліну в пагонах проростків. Передстресовий праймінг насіння мелатоніном не впливав на вміст проліну за умов сольового



Рис. 3. Фенотип 72-годинних проростків пшениці за дії мелатоніну та стресових чинників: 1 — контроль; 2 — мелатонін (20 мкМ); 3 — ПЕГ 6000 (15%); 4 — NaCl (150 мМ); 5 — ПЕГ 6000 (15%) + мелатонін, (20 мкМ); 6 — NaCl (150 мМ) + мелатонін (20 мкМ)

Fig. 3. Phenotype of 72 hour-old wheat seedlings under the influence of melatonin and stress factors: 1 — control; 2 — melatonin (20 μ M); 3 — PEG 6000 (15%); 4 — NaCl (150 mM); 5 — PEG 6000 (15%) + melatonin (20 μ M); 6 — NaCl (150 mM) + melatonin (20 μ M)

стресу, а за умов стресу посухи цей показник навіть трохи зменшувався, хоча такий ефект не був достовірним за $p \leq 0,05$ (рис. 5В).

Рівень генерації АФО та інтенсивність ПОЛ у пагонах проростків пшениці

Обробка насіння мелатоніном не впливала на генерацію супероксидного аніон-радикала пагонами проростків пшениці за фізіологічно нормальних умов (рис. 6А). Стреси посухи та особливо засолення спричиняли різке посилення генерації $O_2^{\cdot -}$ тканинами пагонів. Попередній праймінг мелатоніном повністю усував такий прояв окиснювального стресу за умов посухи. Водночас за умов сольового стресу обробка мелатоніном лише частково зменшувала посилення утворення супероксидного аніон-радикала.

Обробка мелатоніном за відсутності стресових впливів дещо зменшувала вміст гідроген пероксиду в пагонах проростків, хоча цей ефект був не достовірним при $p \leq 0,05$ (рис. 6В). Під впливом осмотичного та сольового стресів відзначалося підвищення вмісту H_2O_2 у пагонах, а попередня обробка мелатоніном пом'якшувала цей ефект.

За обробки насіння мелатоніном вміст одного з кінцевих продуктів ПОЛ — МДА у пагонах проростків пшениці істотно не змінювався (рис. 6С). Осмотичний та особливо сольовий стреси призводили до посилення інтенсивності ПОЛ у пагонах, про що свідчить підвищення вмісту МДА.

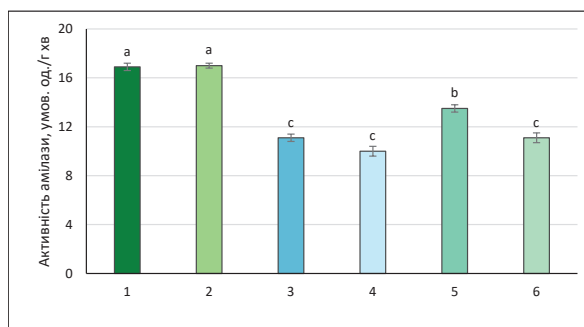


Рис. 4. Загальна активність амілази у зернівках пшениці за дії осмотичного та сольового стресів та мелатоніну: 1 — контроль; 2 — мелатонін (20 мкМ); 3 — ПЕГ 6000 (15%); 4 — NaCl (150 мМ); 5 — ПЕГ 6000 (15%) + мелатонін, (20 мкМ); 6 — NaCl (150 мМ) + мелатонін (20 мкМ)

Fig. 4. Total amylase activity in wheat grains under osmotic and salt stresses and melatonin: 1 — control; 2 — melatonin (20 μ M); 3 — PEG 6000 (15%); 4 — NaCl (150 mM); 5 — PEG 6000 (15%) + melatonin (20 μ M); 6 — NaCl (150 mM) + melatonin (20 μ M)

Праймінг насіння мелатоніном помітно зменшував спричинюване стресорами накопичення продукту ПОЛ у пагонах проростків (рис. 6С).

Активність каталази та гваяколпероксидази у пагонах проростків пшениці

У пагонах проростків, отриманих із зернівок, праймованих мелатоніном, за відсутності дії стресорів відзначалося підвищення активності каталази (рис. 7А). Осмотичний та сольовий

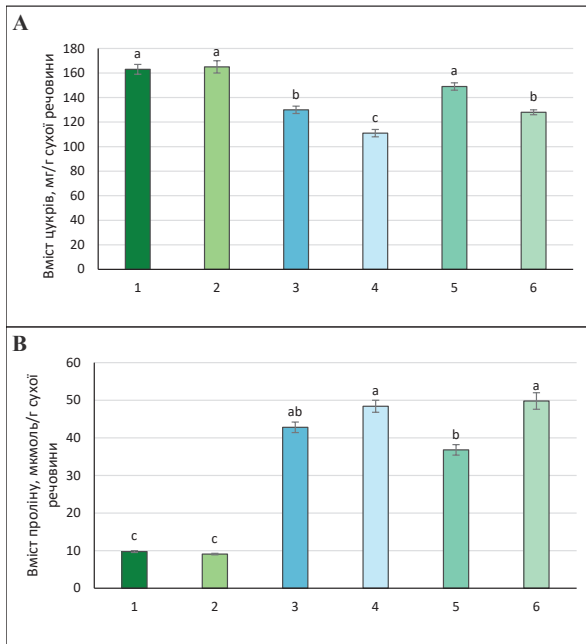


Рис. 5. Вміст цукрів (А) і проліну (В) у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного та сольового стресів і мелатоніну: 1 — контроль; 2 — мелатонін (20 мкМ); 3 — ПЕГ 6000 (15%); 4 — NaCl (150 мМ); 5 — ПЕГ 6000 (15%) + мелатонін, (20 мкМ); 6 — NaCl (150 мМ) + мелатонін (20 мкМ)

Fig. 5. Sugar (A) and proline (B) contents in shoots of wheat seedlings under osmotic and salt stresses and melatonin: 1 — control; 2 — melatonin (20 μM); 3 — PEG 6000 (15%); 4 — NaCl (150 mM); 5 — PEG 6000 (15%) + melatonin (20 μM); 6 — NaCl (150 mM) + melatonin (20 μM)

стреси спричиняли приблизно однакове зниження активності ферменту. Водночас обробка насіння мелатоніном наближувала активність каталази до рівня контролю.

Активність ГПО у варіанті з обробкою насіння мелатоніном за фізіологічно нормальних умов дещо підвищувалася (рис. 7В) та більше вона зростала за впливу модельної посухи і сольового стресу. Обробка насіння мелатоніном помітно зменшувала спричинюване осмотичним стресом підвищення активності ГПО, проте не змінювала цей показник за умов сольового стресу.

Кореляційний аналіз впливу мелатоніну на проростання зернівки пшениці за стресових умов та біохімічні показники

Показники схожості насіння та біомаси пагонів дуже тісно корелювали між собою ($p \leq 0,01$) (рис. 8). Також вони перебували в тісній прямій

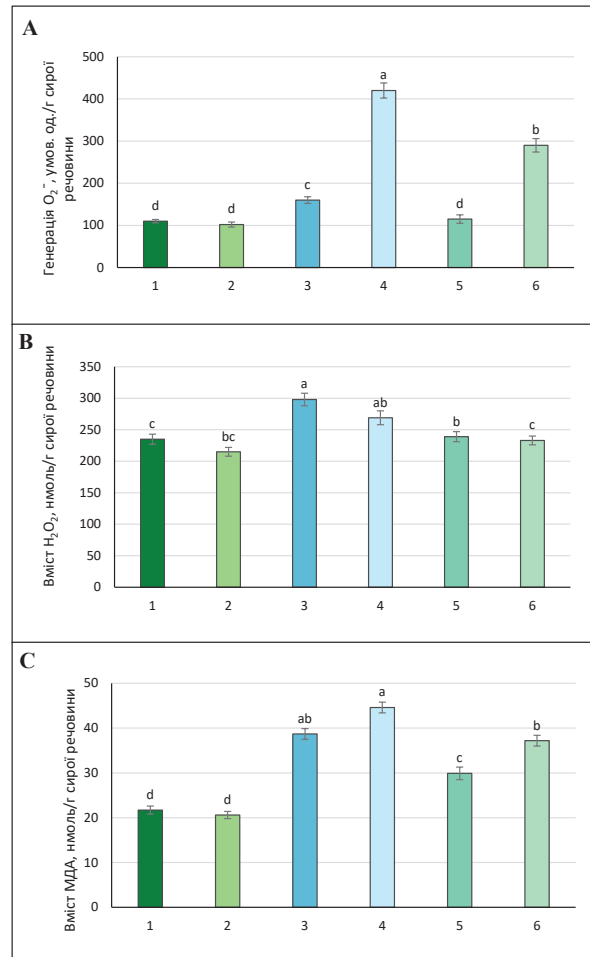


Рис. 6. Генерація супероксидного аніон-радикала (А), вміст гідроген пероксиду (В) і малонового діальдегіду (С) у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного та сольового стресів і мелатоніну: 1 — контроль; 2 — мелатонін (20 мкМ); 3 — ПЕГ 6000 (15%); 4 — NaCl (150 мМ); 5 — ПЕГ 6000 (15%) + мелатонін, (20 мкМ); 6 — NaCl (150 мМ) + мелатонін (20 мкМ)

Fig. 6. Generation of superoxide anion radical (A), content of hydrogen peroxide (B) and malondialdehyde (C) in shoots of wheat seedlings under osmotic and salt stresses and melatonin: 1 — control; 2 — melatonin (20 μM); 3 — PEG 6000 (15%); 4 — NaCl (150 mM); 5 — PEG 6000 (15%) + melatonin (20 μM); 6 — NaCl (150 mM) + melatonin (20 μM)

кореляції з активністю амілази в зернівках і вмістом цукрів у пагонах. Цілком закономірною видається і дуже висока кореляція вмісту цукрів з активністю амілази, оскільки надходження розчинних вуглеводів у пагін етіолованих проростків залежить насамперед від інтенсивності гідролізу запасного крохмалю.

На відміну від вмісту цукрів, вміст проліну в пагонах проростків мав дуже високу зворотну кореляцію з показниками схожості зернівок і біомаси пагонів (рис. 8), що дозволяє розглядати накопичення проліну як ознаку інтенсивного стресового впливу посухи та засолення при проростанні зернівок. При цьому вміст проліну також перебував у тісній зворотній кореляції з активністю амілази і вмістом цукрів.

Показники генерації АФО (супероксидного аніон-радикала та гідроген пероксиду) перебували у зворотній кореляції з показниками схожості та біомаси пагонів, однак величини коефіцієнтів кореляції виявилися невірними за $p \leq 0,05$ (рис. 8). Водночас інтегральний показник окиснювального стресу (вміст кінцевого продукту ПОЛ — МДА) перебував у вірогідній при $p \leq 0,01$ зворотній кореляції з показниками проростання зернівок і біомаси пагонів, що дозволяє розглядати окиснювальний стрес як один із чинників, що перешкоджає проростанню зернівок і росту проростків. Також вміст МДА перебував у тісній зворотній залежності з показниками, що характеризують мобілізацію запасного крохмалю зернівок, — активністю амілази та вмістом цукрів.

Активність одного з ключових антиоксидантних ферментів — каталази — перебувала у прямій кореляції з показником схожості насіння ($p \leq 0,05$, рис. 8). Також активність цього ферменту мала вірогідну зворотну кореляцію з вмістом МДА і H_2O_2 , що вказує на його внесок у захист клітин від окиснювального стресу. Водночас активність ГПО була у зворотній кореляції зі схожістю насіння та біомасою пагонів, хоча її величини виявилися не вірогідними за $p \leq 0,05$. Примітно, що активність ГПО була у прямій кореляції з величинами генерації супероксидного аніон-радикала та вмісту МДА, а також у зворотній кореляції з активністю амілази та вмістом цукрів (рис. 8).

Обговорення

Праймінг зернівок пшениці мелатоніном помітно підвищував їхню схожість і біомасу органів проростків при проростанні насіння за умов осмотичного та сольового стресів (рис. 2, рис. 3, табл. 1). Такі результати узгоджуються з нещодавно отриманими даними (Shaheen et al., 2024), які засвідчують позитивний вплив праймінгу

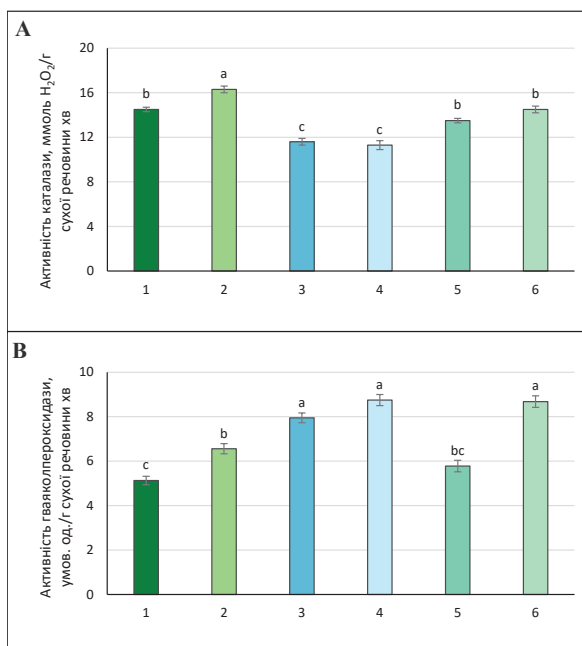


Рис. 7. Активність каталази (А) і ГПО (В) у пагонах проростків пшениці за дії осмотичного та сольового стресів і мелатоніну: 1 — контроль; 2 — мелатонін (20 мкМ); 3 — ПЕГ 6000 (15%); 4 — NaCl (150 мМ); 5 — ПЕГ 6000 (15%) + мелатонін, (20 мкМ); 6 — NaCl (150 мМ) + мелатонін (20 мкМ)

Fig. 7. Activity of catalase (A) and guaiacol peroxidase (B) in shoots of wheat seedlings under osmotic and salt stresses and melatonin: 1 — control; 2 — melatonin (20 μM); 3 — PEG 6000 (15%); 4 — NaCl (150 mM); 5 — PEG 6000 (15%) + melatonin (20 μM); 6 — NaCl (150 mM) + melatonin (20 μM)

зернівок мелатоніном у концентраціях 1–5 мг/л на показники проростання насіння пшениці та накопичення біомаси при осмотичному стресі, створюваному ПЕГ 6000. Однак у згаданій роботі використовувалась методика довготривалого (16-годинного) праймування насіння. Водночас виявлені нами ефекти цілком порівнювані з даними про позитивний вплив праймінгу мелатоніном у концентрації 20 мкМ насіння тритикале на його проростання та ріст проростків за умов осмотичного стресу (Guo et al., 2022).

Зовсім недавно отримано низку даних стосовно впливу праймінгу насіння на стійкість зернових злаків до осмотичних стресів, однак у цих дослідженнях використано інші методики обробки насіння мелатоніном. Так, Y. Fu зі співавт. (2024) показали, що праймінг насіння

Варіант	Схожість	Маса пагона	Активність амілази	Вміст цукрів	Вміст проліну	Генерація O_2^-	Вміст H_2O_2	Вміст МДА	Активність каталази	Активність ГПО
Схожість										
Маса пагона	0,957**									
Активність амілази	0,975**	0,958**								
Вміст цукрів	0,950**	0,877*	0,972**							
Вміст проліну	-0,938**	-0,978**	-0,979**	-0,918**						
Генерація O_2^-	-0,732	-0,618	-0,777	-0,890*	0,717					
Вміст H_2O_2	-0,764	-0,664	-0,687	-0,661	0,578	0,333				
Вміст МДА	-0,978**	-0,919**	-0,988**	-0,993**	0,940**	0,831*	0,721			
Активність каталази	0,885*	0,788	0,792	0,795	-0,706	-0,555	-0,914**	-0,837*		
Активність ГПО	-0,764	-0,687	-0,851*	-0,883*	0,794	0,821*	0,471	0,855*	-0,490	

Рис. 8. Кореляційний аналіз Пірсона зв'язків між впливом посухи, засолення і мелатоніну на ростові та біохімічні показники. Вірогідно при $p \leq 0,05$ (*) та $p \leq 0,01$ (**)

Fig. 8. Pearson's correlation analysis of the relationships between the effects of drought, salinity, and melatonin on growth and biochemical parameters. Significant at $p \leq 0.05$ (*) and at $p \leq 0.01$ (**)

пшениці 100 мкМ мелатоніном підвищував ріст коренів і пагонів молодих рослин за дії слабких осмотичного (2% ПЕГ 6000) і сольового (0,1% NaCl) стресів. При цьому автори використовували методику довготривалого (12-годинного) праймування насіння та стресові навантаження, які істотно не впливали на проростання насіння. Позитивні ефекти праймінгу насіння пшениці мелатоніном зафіксовані також у роботі F.M. Ismaeil зі співавт. (2024), в якій праймовані зернівки пророщували за дії сильного сольового стресу (300 мМ NaCl). У цьому дослідженні відзначено збільшення показників швидкості проростання та лінійних розмірів органів проростків за стресових умов під впливом мелатоніну. Однак слід зауважити, що в наведеній роботі обробка насіння мелатоніном також була довготривалою (20 год) і не передбачала висушування насіння перед його пророщуванням за стресових умов. Отже, незважаючи на великий обсяг досліджень впливу обробки мелатоніном насіння пшениці та споріднених злаків, дотепер майже відсутні роботи, в яких спосіб обробки зернівок був би наближеним до практичних технологій. У нашій роботі вперше показано, що істотний стрес-протекторний вплив

мелатоніну, який призводить до підвищення схожості насіння і росту проростків пшениці за умов модельних посухи та засолення, проявляється й після повного висушування зернівок, праймованих розчинами мелатоніну (рис. 2, 3, табл. 1).

Відзначимо, що в деяких публікаціях повідомляється про позитивний вплив праймінгу з наступним висушуванням насіння на стійкість інших видів рослин. Так, показано що 6-годинна обробка зернівок кукурудзи мелатоніном в концентраціях 250–1000 мкМ з подальшим висушуванням підвищувала схожість насіння та ростові показники проростків в умовах модельної посухи, створюваної ПЕГ 6000 (Muhammad et al., 2023). Також показано, що праймінг насіння сої мелатоніном в концентраціях від 20 до 300 мкМ протягом 6 год з наступним висушуванням пришвидшував проростання насіння та підвищував накопичення біомаси проростків за дії сольового стресу (Awan et al., 2023). Таким чином, є підстави вважати, що використання мелатоніну саме у технологіях праймінгу насіння може бути реальним інструментом регуляції стійкості рослин різних видів, принаймні на ранніх фазах розвитку.

Водночас в літературі повідомляється і про ефективність фоліарної обробки рослин розчинами мелатоніну. Зокрема, показано підвищення солестійкості рослин пшениці за їхнього обприскування 70 або 100 мкМ мелатоніном (Talaat et al., 2021; Khan et al., 2024). Також виявлено пом'якшення спричинюваних посухою втрат води та інгібування росту рослин сої за фоліарної обробки 100 мкМ мелатоніном (Jahan et al., 2023).

У цілому екзогенний мелатонін підвищує стійкість рослин до стресових чинників на різних фазах розвитку за різних способів обробки. Однак праймінг насіння становить особливий інтерес, оскільки є економічно доцільнішим порівняно з іншими способами обробки (Muhammad et al., 2023). Крім того, така процедура дозволяє використовувати вплив мелатоніну не лише на адаптивні реакції рослин, а й на фізіологічні процеси, пов'язані саме з проростанням насіння. Останнє може бути особливо важливим при використанні насіння з невисокими посівними якостями, наприклад такого, що зазнає впливу старіння (Kolupaev et al., 2024b).

Однією зі складових пригнічення проростання насіння злаків за умов осмотичного та сольового стресів може бути зниження активності амілази у зернівках. Саме такий ефект спостерігався і в наших експериментах. Обробка зернівок мелатоніном помітно зменшувала інгібування активності амілази, спричинюване осмотичним стресом, а за умов сольового стресу такий ефект виявлявся на рівні тенденції (рис. 4). Ці результати в цілому узгоджуються з даними роботи F.M. Ismaeil зі співавт. (2024), в якій показано помітне нівелювання спричинюваного сольовим стресом пригнічення активності α - і β -амілаз у зернівках за їхньої попередньої обробки мелатоніном.

Як зазначалося, гідроліз запасного крохмалю амілазою є ключовою передумовою для надходження розчинних вуглеводів до органів проростка. У наших експериментах відзначалася дуже висока пряма кореляція між активністю амілази у зернівках і вмістом цукрів у пагонах (рис. 8). Водночас активність амілази та вміст цукрів тісно корелювали з показниками схожості насіння та біомаси проростків. При цьому обробка мелатоніном достовірно підвищувала вміст розчинних вуглеводів у пагонах за обох типів стресу (рис. 5). Слід зауважити, що

позитивний вплив мелатоніну на вміст цукрів у тканинах проростків пшениці за умов сольового стресу показаний також ще у кількох незалежних дослідженнях (Chen et al., 2020; Zhang et al., 2022; Ismaeil et al., 2024). Ефекти підвищення активності амілази та вмісту цукрів за стресових умов в об'єктах, оброблених мелатоніном, можуть бути наслідком спричинюваних ним глибоких змін гормонального балансу. Зокрема, як показано, у кукурудзи праймінг зернівок мелатоніном призводив до підвищення вмісту гіберелінів та 2-індолілоцтової кислоти (ІОК), що в свою чергу посилювало експресію генів, пов'язаних з метаболізмом крохмалю та сахарози (Wang et al., 2024). Роль гіберелінів і до певної міри ІОК у проростанні насіння, в тому числі за стресових умов, вивчена досить добре (Kosakivska et al., 2022), а останніми роками доповнюється важливими відомостями про участь специфічних сигнальних білків у реалізації впливу вказаних гормонів на метаболізм запасних вуглеводів (Sghayar et al., 2023; Alybayev et al., 2024).

Підвищення вмісту розчинних вуглеводів у пагонах проростків, отриманих із зернівок, праймованих мелатоніном, напевно, є важливою складовою його стрес-протекторної дії. Розчинні вуглеводи, які в етіюльованих проростках надходять із зернівок завдяки активації гідролізу крохмалю, виконують не лише пластичні та енергетичні функції, а й стрес-протекторні і, можливо, регуляторні. Цілком очевидним є їхній внесок у підвищення осмотичного тиску, що необхідно для адаптації до посухи та сольового стресу. Також розчинні вуглеводи виконують мембранопротекторні й антиоксидантні функції (Kolupaev et al., 2023b). Показано, що екзогенна глюкоза спричиняла інгібування проростання зернівок пшениці за оптимальних умов, проте істотно посилювала ріст коренів і пагонів при пророщуванні за умов сольового стресу. Також у присутності глюкози підвищувалася активність антиоксидантних ферментів і зменшувалися показники окиснювальних пошкоджень (Hu et al., 2012).

Не виключено, що зменшення окиснювальних пошкоджень у проростків, отриманих із зернівок, праймованих мелатоніном, принаймні частково може бути зумовлено впливом мелатоніну на накопичення розчинних вуглеводів. Водночас відомо, що мелатонін, маючи безпосередні антиоксидантні властивості, також

здатний активувати антиоксидантну систему, діючи як сигнальна молекула (Taboada et al., 2023).

У наших експериментах обробка зернівок мелатоніном попереджала спричинюване осмотичним і сольовим стресами зниження активності каталази в пагонах проростків (рис. 7). Відомо, що каталаза дуже ефективно знешкоджує високі концентрації H_2O_2 у тканинах (Scandalios, 1997). Примітно, що в умовах наших експериментів відзначалася висока зворотна кореляція між активністю каталази і вмістом гідроген пероксиду та МДА у пагонах проростків ($r = 0,914$ та $0,837$ відповідно). З активністю каталази також добре корелювали величини схожості насіння та біомаси проростків (рис. 8). Такі результати можуть свідчити про значний внесок каталази в регуляцію про-/антиоксидантної рівноваги за дії праймінгу насіння мелатоніном. Натомість у наших експериментах не виявлено вірогідної кореляції між показниками проростання насіння та активності іншого ферменту, задіяного у знешкодженні гідроген пероксиду (ГПО). Більше того, зафіксовано вірогідну пряму кореляцію між активністю ГПО та генерацією супероксидного аніон-радикала пагонами проростків пшениці (рис. 7), що може вказувати на функціонування цього ферменту не як антиоксиданту, а як прооксиданту. Відомо, що ГПО може не тільки знешкоджувати АФО, а й брати участь у генерації супероксидного радикала (Kolupaev, Karpets, 2014). При цьому переключення ферменту з антиоксидантних на прооксидантні функції може залежати від субстратного оточення, рН та деяких інших чинників.

Ще однією складовою реакцій-відповідей на дію стресорів і екзогенного мелатоніну, яку важко інтерпретувати однозначно, є зміна вмісту проліну в пагонах проростків пшениці. Стресові чинники ПЕГ 6000 і NaCl викликали класичну реакцію підвищення вмісту проліну (рис. 5В). Однак обробка насіння мелатоніном, позитивно впливаючи на проростання зернівок і ріст проростків за стресових умов, практично не змінювала вміст проліну при сольовому стресі та дещо знижувала його за умов осмотичного стресу, створюваного ПЕГ 6000. Раніше було показано, що мелатонін при його надходженні через корені за дії на проростки пшениці ПЕГ 6000 сприяв підвищенню вмісту проліну в нестійкого сорту і не змінював цей показник у стійкого (Karpets

et al., 2023). Про відсутність змін вмісту проліну в окремих сортів пшениці за дії мелатоніну в умовах сольового стресу повідомляється і у роботі Z. Zhang зі співавт. (2022). Більше того, при дослідженні процесів проростання зернівок сорго різних генотипів було встановлено сильну зворотну кореляцію між схожістю за умов засолення та накопиченням проліну, на підставі чого припускають, що синтез проліну може бути адаптивною стратегією рослин для попередження проростання зернівок у стресовому середовищі (Thakur, Sharma, 2005).

Водночас у низці досліджень повідомляється про позитивний вплив екзогенного проліну на проростання зернівок і ріст рослин за умов осмотичного та сольового стресів. Наприклад, праймінг зернівок рису екзогенним проліном у низьких концентраціях сприяв їхньому проростанню за умов сольового стресу (Singh et al., 2018). Екзогенне застосування проліну зменшило спричинюване посухою інгібування росту *Brassica napus* L., поліпшуючи показники водного режиму, вмісту хлорофілу та попереджаючи розвиток окиснювального стресу (Jurkonienė et al., 2023). В цілому обговорення внеску модуляцій вмісту проліну в процеси адаптації рослин до осмотичних стресів виходить за рамки теми цієї роботи. Слід лише зауважити, що, незважаючи на здатність рослин істотно підвищувати вміст проліну за стресових умов, також відомо і про інгібування росту та інших функцій рослин за надлишкового вмісту проліну та про високу токсичність продуктів його метаболізму (Mena et al., 2019). Ймовірно, що ефекти проліну (захисні або ріст-інгібувальні) залежатимуть від його клітинної компартментації та складної функціональної взаємодії з іншими компонентами стрес-протекторних систем.

Як уже зазначалося, вплив мелатоніну на вміст проліну за стресових умов залежить від видових і сортових особливостей рослин (Karpets et al., 2023). Не виключено також, що залежно від об'єктів і експериментальних умов внесок різних стрес-протекторних систем у спричинюваний мелатоніном ефект підвищення стійкості рослин може різнитися. У рамках досліджуваної нами моделі (етіолозовані проростки з праймованого мелатоніном насіння, що піддаються дії осмотичного та сольового стресів) ймовірно найбільшу роль в адаптації відігравало зростання вмісту цукрів та підвищення активності

антиоксидантних ферментів, зокрема каталази. Принаймні величини цих показників перебували у тісній прямій кореляції з проростанням зернівок і біомасою проростків.

Висновки

Праймінг зернівок пшениці мелатоніном підвищував їхню схожість, посилював ріст проростків, а також збільшував співвідношення між біомасою пагонів і коренів за умов модельної посухи (вплив ПЕГ 6000) і сольового стресу. При цьому обробка мелатоніном пом'якшувала спричинюване стресами інгібування амілази та сприяла накопиченню розчинних вуглеводів у пагонах проростків. Під впливом мелатоніну зменшувалися показники генерації АФО і прояву окиснювальних пошкоджень у клітинах пагонів проростків. Водночас обробка мелатоніном сприяла зростанню активності одного з ключових антиоксидантних ферментів — каталази. Відносно короточасна обробка зернівок пшениці розчинами мелатоніну з наступним висушуванням до вихідної вологості може бути

практичним інструментом для підвищення схожості насіння та стійкості рослин до стресів, що спричиняють зневоднення.

Подяки

Робота виконувалася за часткової підтримки проекту 14.00.02.06.П "Розробка методів праймінгу насіння зернових злаків дією донорів газотрансмітерів та сполук з гормональною активністю" (номер держреєстрації 0124U000126).

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Д.А. Тарабан: [ID https://orcid.org/0000-0002-4891-2100](https://orcid.org/0000-0002-4891-2100)
 Ю.В. Карпець: [ID https://orcid.org/0000-0002-1888-2334](https://orcid.org/0000-0002-1888-2334)
 Т.О. Ястреб: [ID https://orcid.org/0000-0003-3604-9028](https://orcid.org/0000-0003-3604-9028)
 Г.А. Лугова: [ID https://orcid.org/0000-0003-2079-9019](https://orcid.org/0000-0003-2079-9019)
 В.М. Писаренко: [ID https://orcid.org/0000-0002-0184-3929](https://orcid.org/0000-0002-0184-3929)
 Ю.Є. Колупаєв: [ID https://orcid.org/0000-0001-7151-906X](https://orcid.org/0000-0001-7151-906X)

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Agathokleous E., Zhou B., Xu J., Ioannou A., Feng Z., Saitanis C.J., Frei M., Calabrese E.J., Fotopoulos V. 2021. Exogenous application of melatonin to plants, algae, and harvested products to sustain agricultural productivity and enhance nutritional and nutraceutical value: A meta-analysis. *Environmental Research*, 200: 111746. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2021.111746>
- Akula R., Mukherjee S. 2020. New insights on neurotransmitters signaling mechanisms in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 15(6): 1737450. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1737450>
- Alybayev S., Smekenov I., Kuanbay A., Sarbassov D., Bissenbaev A. 2024. Gibberellic-acid-dependent expression of α -amylase in wheat aleurone cells is mediated by target of rapamycin (TOR) signaling. *Current Plant Biology*, 37: 100312. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2023.100312>
- Arnao M.B., Hernández-Ruiz J. 2019. Melatonin: A new plant hormone and/or a plant master regulator? *Trends in Plant Science*, 24(1): 38–48. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.10.010>
- Awan S.A., Khan I., Wang Q., Gao J., Tan X., Yang F. 2023. Pre-treatment of melatonin enhances the seed germination responses and physiological mechanisms of soybean (*Glycine max* L.) under abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1149873. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1149873>
- Ayyaz A., Shahzadi A.K., Fatima S., Yasin G., Zafar U.Z., Athar H.R., Farooq M.A. 2022. Uncovering the role of melatonin in plant stress tolerance. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 34: 335–346. <https://doi.org/10.1007/s40626-022-00255-z>
- Bates L.S., Walden R.P., Tear G.D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39: 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Chen L., Liu L., Lu B., Ma T., Jiang D., Li J., Zhang K., Sun H., Zhang Y., Bai Z., Li C. 2020. Exogenous melatonin promotes seed germination and osmotic regulation under salt stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *PLoS ONE*, 15(1): e0228241. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228241>
- Colombage R., Singh M.B., Bhalla P.L. 2023. Melatonin and abiotic stress tolerance in crop plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(8): 7447. <https://doi.org/10.3390/ijms24087447>
- Cui G., Zhao X., Liu S., Sun F., Zhang C., Xi Y. 2017. Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118: 138–149. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.06.014>
- Cui G., Sun F., Gao X., Xie K., Zhang C., Liu S., Xi Y. 2018. Proteomic analysis of melatonin-mediated osmotic tolerance by improving energy metabolism and autophagy in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Planta*, 248(1): 69–87. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2881-2>

- Fan J., Xie Y., Zhang Z., Chen L. 2018. Melatonin: A multifunctional factor in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(5): 1528. <https://doi.org/10.3390/ijms19051528>
- Fawzi A.F.A., El-Fouly M.M. 1979. Amylase and invertase activities and carbohydrate contents in relation to physiological sink in carnation. *Physiologia Plantarum*, 47(4): 245–249. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1979.tb06521.x>
- Fu Y., Li P., Si Z., Ma S., Gao Y. 2024. Seeds priming with melatonin improves root hydraulic conductivity of wheat varieties under drought, salinity, and combined stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 25: 5055. <https://doi.org/10.3390/ijms25095055>
- Goldstein L.D., Jennings P.H. 1975. The occurrence and development of amylase enzymes in incubated, de-embryonated maize kernels. *Plant Physiology*, 55(5): 893–898. <https://doi.org/10.1104/pp.55.5.893>
- Guo Y., Li D., Liu L., Sun H., Zhu L., Zhang K., Zhao H., Zhang Y., Li A., Bai Z., Tian L., Dong H., Li C. 2022. Seed priming with melatonin promotes seed germination and seedling growth of *Triticale hexaploide* L. under PEG-6000 induced drought stress. *Frontiers in Plant Science*, 13: 932912. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.932912>
- Hassan M.U., Ghareeb R.Y., Nawaz M., Mahmood A., Shah A.N., Abdel-Megeed A., Abdelsalam N.R., Hashem M., Alamri S., Thabit M.A., Qari S.H. 2022. Melatonin: A vital pro-protectant for crops against heat stress: mechanisms and prospects. *Agronomy*, 12(5): 1116. <https://doi.org/10.3390/agronomy12051116>
- Hossain M.S., Li J., Sikdar A., Hasanuzzaman M., Uzizerimana F., Muhammad I., Yuan Y., Zhang C., Wang C., Feng B. 2020. Exogenous melatonin modulates the physiological and biochemical mechanisms of drought tolerance in Tartary Buckwheat (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.). *Molecules*, 25(12): 2828. <https://doi.org/10.3390/molecules25122828>
- Hu M., Shi Z., Zhang Z., Zhang Y., Li H. 2012. Effects of exogenous glucose on seed germination and antioxidant capacity in wheat seedlings under salt stress. *Plant Growth Regulation*, 68: 177–188. <https://doi.org/10.1007/s10725-012-9705-3>
- Ismaeil F.M., Ahmed S.E.E., Jabereldar A.A., El-Naim A.M., Ahmed E.E.B.M. 2024. Alleviation of salt stress on seed germination and seedling growth in wheat by seed priming with melatonin. *Discovery Agriculture*, 10: e8da1557. <https://doi.org/10.54905/disssi.v10i21.e8da1557>
- Jahan M.S., Zhao C.J., Shi L.B., Liang X.R., Jabborova D., Nasar J., Zhou X.B. 2023. Physiological mechanism of melatonin attenuating to osmotic stress tolerance in soybean seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1193666. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1193666>
- Jurkonienė S., Mockevičiūtė R., Gavelienė V., Šveikauskas V., Zareyan M., Jankovska-Bortkevič E., Jankauskienė J., Žalnierius T., Kozeko L. 2023. Proline enhances resistance and recovery of oilseed rape after a simulated prolonged drought. *Plants*, 12(14): 2718. <https://doi.org/10.3390/plants12142718>
- Karpets Yu.V., Kolupaev Y.E., Yastreb T.O., Dmitriev O.P. 2012. Possible pathways of heat resistance induction in plant cells by exogenous nitrogen oxide. *Cytology and Genetics*, 46(6): 354–359. <https://doi.org/10.3103/S0095452712060059>
- Karpets Yu.V., Taraban D.A., Kokorev A.I., Yastreb T.O., Kobzyeva L.N., Kolupaev Y.E. 2023. Response of wheat seedlings with different drought tolerance to melatonin action under osmotic stress. *Agriculture and Forestry*, 69(4): 53–69. <https://doi.org/10.17707/AgricForest.69.4.05>
- Ke Q., Ye J., Wang B., Ren J., Yin L., Deng X., Wang S. 2018. Melatonin mitigates salt stress in wheat seedlings by modulating polyamine metabolism. *Frontiers in Plant Science*, 9: 914. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00914>
- Khan S., Alvi A.F., Fatma M., Al-Hashimi A., Sofo A., Khan N.A. 2024. Relative effects of melatonin and hydrogen sulfide treatments in mitigating salt damage in wheat. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1406092. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1406092>
- Kolupaev Yu.E., Karpets Yu.V. 2014. Reactive oxygen species and stress signaling in plants. *Ukrainian Biochemical Journal*, 86(4): 18–35. [Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Активные формы кислорода и стрессовый сигналинг у растений. *Український біохімічний журнал*, 86(4): 18–35.] <https://doi.org/10.15407/ubj86.04.018>
- Kolupaev Yu.E., Horielova E.I., Yastreb T.O., Ryabchun N.I. 2020. State of antioxidant system in triticale seedlings at cold hardening of varieties of different frost resistance. *Cereal Research Communications*, 48(2): 165–171. <https://doi.org/10.1007/s42976-020-00022-3>
- Kolupaev Yu.E., Taraban D.A., Karpets Yu.V., Makaova B.E., Ryabchun N.I., Dyachenko A.I., Dmitriev O.P. 2023a. Induction of cell protective reactions of *Triticum aestivum* and *Secale cereale* to the effect of high temperatures by melatonin. *Cytology and Genetics*, 57(2): 117–127. <https://doi.org/10.3103/S0095452723020068>
- Kolupaev Yu.E., Yastreb T.O., Ryabchun N.I., Kokorev A.I., Kolomatska V.P., Dmitriev A.P. 2023b. Redox homeostasis of cereals during acclimation to drought. *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 35(2): 133–168. <https://doi.org/10.1007/s40626-023-00271-7>
- Kolupaev Yu.E., Taraban D.A., Karpets Y.V., Beschasnyi S.P., Kravets O.A., Relina L.I., Yemets A.I., Blume Y.B. 2024a. Melatonin as an emerging new phytohormone and its role in plant adaptation to abiotic stress factors. In: *Regulation of adaptive responses in plants*. Eds T.O. Yastreb, Yu.E. Kolupaev, A.I. Yemets, Ya.B. Blume. New York: Nova Science Publishers, Inc., pp. 209–257.
- Kolupaev Yu.E., Taraban D.A., Kokorev A.I., Yastreb T.O., Pysarenko V.M., Sherstiuk E., Karpets Yu.V. 2024b. Effect of melatonin and hydropriming on germination of aged triticale and rye seeds. *Botanica*, 30(1): 1–13. <https://doi.org/10.35513/Botlit.2024.1.1>

- Kosakivska I.V., Vedenicheva N.P., Babenko L.M., Voytenko L.V., Romanenko K.O., Vasyuk V.A. 2022. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses. *Molecular Biology Reports*, 49(1): 617–628. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06802-2>
- Kryzhanovsky V.G. 2019. Household and biological peculiarities of wheat winds winters at Mankovsky variety testing station. *Naukovi dopovidi NUBiP Ukrainy*, 6(82): 15. [Крижановський В.Г. 2019. Господарсько-біологічні особливості сортів пшениці озимої на Маньківській сортопробувальній станції. *Наукові доповіді НУБіП України*, 6(82): 15.] <https://doi.org/10.31548/dopovidi2019.06.015>
- Li J., Liu J., Zhu T., Zhao C., Li L., Chen M. 2019. The role of melatonin in salt stress responses. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(7): 1735. <https://doi.org/10.3390/ijms20071735>
- Li D., Batchelor W.D., Zhang D., Miao H., Li H., Song S., Li R. 2020. Analysis of melatonin regulation of germination and antioxidant metabolism in different wheat cultivars under polyethylene glycol stress. *PLoS ONE*, 15(8): e0237536. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237536>
- Meena M., Divyanshu K., Swapnil P., Zehra A., Shukla V., Yadav M., Upadhyay R.S. 2019. Regulation of L-proline biosynthesis, signal transduction, transport, accumulation and its vital role in plants during variable environmental conditions. *Heliyon*, 5(12): e02952. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02952>
- Muhammad I., Yang L., Ahmad S., Farooq S., Khan A., Muhammad N., Ullah S., Adnan M., Ali S., Liang Q.P., Zhou X.B. 2023. Melatonin-priming enhances maize seedling drought tolerance by regulating the antioxidant defense system. *Plant Physiology*, 191(4): 2301–2315. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad027>
- Pan Y., Xu X., Li L., Sun Q., Wang Q., Huang, H., Tong Z., Zhang J. 2023. Melatonin-mediated development and abiotic stress tolerance in plants. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1100827. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1100827>
- Raza A., Salehi H., Rahman M.A., Zahid Z., Madadkar Haghjou M., Najafi-Kakavand S., Charagh S., Osman H.S., Albaqami M., Zhuang Y., Siddique K.H.M., Zhuang W. 2022. Plant hormones and neurotransmitter interactions mediate antioxidant defenses under induced oxidative stress in plants. *Frontiers in Plant Science*, 13: 961872. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.961872>
- Sadak M.S. 2016. Mitigation of salinity adverse effects of on wheat by grain priming with melatonin. *International Journal of ChemTech Research*, 9(2): 85–97.
- Sagisaka S. 1976. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica*. *Plant Physiology*, 57: 308–309. <https://doi.org/10.1104/pp.57.2.308>
- Scandalios J.G. 1997. *Oxidative stress and the molecular biology of antioxidant defenses*. 1st ed. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 890 pp.
- Sen A., Johnson R., Puthur J.T. 2021. Seed priming: A cost-effective strategy to impart abiotic stress tolerance. In: *Plant Performance Under Environmental Stress*. Ed. A. Husen. Cham: Springer, pp. 459–480. https://doi.org/10.1007/978-3-030-78521-5_18
- Sghayar S., Debez A., Lucchini G., Abruzzese A., Zorrig W., Negrini N., Morgutti S., Abdely C., Sacchi G.A., Pecchioni N., Vaccino P. 2023. Seed priming mitigates high salinity impact on germination of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by improving carbohydrate and protein mobilization. *Plant Direct*, 7(6): e497. <https://doi.org/10.1002/pld3.497>
- Shaheen S., Lalarukh I., Ahmad J., Zulqadar S.A., Alharbi S.A., Hareem M., Alarfaj A.A., Ansari M.J. 2024. Physio-biochemical mechanism of melatonin seed priming in stimulating growth and drought tolerance in bread wheat. *BMC Plant Biology*, 24: 918. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05639-8>
- Siddiqui M.H., Alamri S., Al-Khaishany M.Y., Khan M.N., Al-Amri A., Ali H.M., Alaraidh I.A., Alsahli A.A. 2019. Exogenous melatonin counteracts NaCl-induced damage by regulating the antioxidant system, proline and carbohydrates metabolism in tomato seedlings. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(2): 353. <https://doi.org/10.3390/ijms20020353>
- Singh M., Singh A.K., Nehal N., Sharma N. 2018. Effect of proline on germination and seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.) under salt stress. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7(1): 2449–2452.
- Taboada J., Reiter R.J., Palma J.M., Corpas F.J. 2023. Melatonin and the metabolism of reactive oxygen species (ROS) in higher plants. In: *Melatonin: Role in Plant Signaling, Growth and Stress Tolerance. Plant in Challenging Environments*. Vol. 4. Eds S. Mukherjee, F.J. Corpas. Cham: Springer, pp. 3–25. https://doi.org/10.1007/978-3-031-40173-2_1
- Talaat N.B. 2021. Polyamine and nitrogen metabolism regulation by melatonin and salicylic acid combined treatment as a repressor for salt toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.) plants. *Plant Growth Regulation*, 95: 315–329. <https://doi.org/10.1007/s10725-021-00740-6>
- Thakur M., Sharma A.D. 2005. Salt-stress-induced proline accumulation in germinating embryos: Evidence suggesting a role of proline in seed germination. *Journal of Arid Environments*, 62(3): 517–523. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.01.005>
- Tiwari R.K., Lal M.K., Kumar R., Chourasia K.N., Naga K.C., Kumar D., Das S.K., Zinta G. 2021. Mechanistic insights on melatonin-mediated drought stress mitigation in plants. *Physiologia Plantarum*, 172(2): 1212–1226. <https://doi.org/10.1111/ppl.13307>
- Wang J., Lv P., Yan D., Zhang Z., Xu X., Wang T., Wang Y., Peng Z., Yu C., Gao Y., Duan L., Li R. 2022. Exogenous melatonin improves seed germination of wheat (*Triticum aestivum* L.) under salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 23: 8436. <https://doi.org/10.3390/ijms23158436>

- Wang J., Yan D., Liu R., Wang T., Lian Y., Lu Z., Hong Y., Wang Y., Li R. 2024. The physiological and molecular mechanisms of exogenous melatonin promote the seed germination of maize (*Zea mays* L.) under salt stress. *Plants*, 13: 2142. <https://doi.org/10.3390/plants13152142>
- Waqas M., Korres N.E., Khan M.D., Nizami Al.-S., Deeba F., Ali I., Hussain H. 2019. Advances in the concept and methods of seed priming. In: *Priming and Pretreatment of Seeds and Seedlings*. Eds M. Hasanuzzaman, V. Fotopoulos. Singapore: Springer, pp. 11–41. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8625-1_2
- Yadav R., Saini R., Adhikary A., Kumar S. 2022. Unravelling cross priming induced heat stress, combinatorial heat and drought stress response in contrasting chickpea varieties. *Plant Physiology and Biochemistry*, 180(1): 91–105. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.03.030>
- Yan D., Wang J., Lu Z., Liu R., Hong Y., Su B., Wang Y., Peng Z., Yu C., Gao Y., Liu Z., Xu Z., Duan L., Li R. 2023. Melatonin-mediated enhancement of photosynthetic capacity and photoprotection improves salt tolerance in wheat. *Plants*, 12: 3984. <https://doi.org/10.3390/plants12233984>
- Zamani Z., Amiri H., Ismaili A. 2019. Improving drought stress tolerance in fenugreek (*Trigonella foenum-graecum*) by exogenous melatonin. *Plant Biosystems*, 154(5): 643–655. <https://doi.org/10.1080/11263504.2019.1674398>
- Zhang Z., Liu L., Li H., Zhang S., Fu X., Zhai X., Yang N., Shen J., Li R., Li D. 2022. Exogenous melatonin promotes the salt tolerance by removing active oxygen and maintaining ion balance in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Frontiers in Plant Science*, 12: 787062. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.787062>
- Zeng W., Mostafa S., Lu Z., Jin B. 2022. Melatonin-mediated abiotic stress tolerance in plants. *Frontiers in Plant Science*, 13: 847175. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.847175>
- Zhao K., Fan H., Zhou S., Song J. 2003. Study on the salt and drought tolerance of *Suaeda salsa* and *Kalanchoe clavigrammontana* under isoosmotic salt and water stress. *Plant Science*, 165: 837–844. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(03\)00282-6](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(03)00282-6)
- Zhao J., Hu J. 2023. Melatonin: Current status and future perspectives in horticultural plants. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1140803. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1140803>

Effect of melatonin priming on seed germination, carbohydrate metabolism, and antioxidant system in *Triticum aestivum* (Poaceae) under drought and salt stress

D.A. TARABAN ^{1,2}, Yu.V. KARPETS ¹, T.O. YASTREB ²,
A.A. LUGOVA ¹, V.M. PYSARENKO ³, Yu.E. KOLUPAEV ^{2,3}

¹ State Biotechnological University,
44 Alchevskykh Str., Kharkiv 61022, Ukraine

² Yuriev Plant Production Institute, National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine,
142 Heroiv Kharkova Ave., Kharkiv 61060, Ukraine

³ Poltava State Agrarian University,
1/3 Skovorody Str., Poltava 36003, Ukraine

Abstract. Treatment of plants with melatonin (N-acetyl-5-methoxytryptamine, MT) can increase plant resistance to various abiotic stresses, including drought and salinity. However, the effect of melatonin priming of cereal grains, in particular of wheat, on their germination and the state of seedling defence systems under osmotic stress remains insufficiently studied, and this determined the aim of our research. The effect of incubating seeds in a melatonin solution at a concentration of 20 μ M for 3 hours, followed by drying, on the germination of seeds of winter common wheat (*Triticum aestivum* 'Etana'), seedling growth, and the state of their antioxidant and osmoprotective systems under the influence of model drought (15% PEG with a molecular weight of 6000 Da) or salinity (150 mM NaCl) was evaluated. Under the influence of PEG 6000 and especially NaCl, a decrease in seed germination and inhibition of seedling growth were observed. Pretreatment of seeds with melatonin solutions significantly alleviated these effects. Stress factors caused a decrease in amylase activity in grains and sugar content in seedling shoots, and treatment of seeds with melatonin eliminated these effects. Melatonin priming also reduced the generation of reactive oxygen species (ROS) by seedling shoots and the accumulation of the lipid peroxidation product malondialdehyde (MDA) under stress conditions. The high positive correlation of seed germination and shoots growth with amylase activity, sugar content, and catalase activity indicates the contribution of changes in carbohydrate metabolism and the functioning of the antioxidant system to the stress-protective effect of melatonin. At the same time, proline content inversely correlated with germination of seeds and growth but directly correlated with ROS generation and MDA levels, which characterise the development of oxidative stress. It was concluded that melatonin priming of wheat seeds is promising for improving germination processes under adverse conditions.

Keywords: antioxidant system, drought, melatonin, resistance, salt stress, seed germination, *Triticum aestivum*



<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 ¹ , Ростислав Я. БЛЮМ ^{1*} , Анастасія М. РАБОКОНЬ ¹ , Сергій Л. МОСЯКІН ² , Ярослав Б. БЛЮМ ¹ 

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

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

* Автор для листування: blume.rostislav@gmail.com

Реферат. Рід *Camelina* в ході еволюційної історії зазнав численних подій гібридизації у поєднанні з алополіплоїдією. Рижий 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, рижий 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 "Akadempriodyka" 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 рижю 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 рижю в Європі перевищують 10 000 га щорічно (Zanetti et al., 2021). Окультурений рижий 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 рижий 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 рижю, дозволяє знизити викиди парникових газів на 80% порівняно з традиційним авіаційним паливом (Murpondwa 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 рижю 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 (Iljinska 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 рижю 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 товчак. Інкубували 60 хв (замість стандартних 10 хв, зазначених у протоколі цього набору) при 65 °C. 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 ампліфатора 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 β -тубуліну (TBP-аналіз) та до другого інтрону (сTBP) (Galasso et al., 2015; Braglia et al., 2023), оскільки інтрони генів β -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 TBP/сTBP-аналізу: початкова денатурація при 95 °C — 12 хв., 40 циклів ампліфікації (94 °C — 30 с, 55 °C — 40 с, 72 °C — 1 хв 30 с), кінцеве подовження за 72 °C протягом 8 хв, утримання за 15 °C. Для SSR-аналізу застосовувався такий протокол: початкова денатурація при 95 °C — 12 хв, 35 циклів ампліфікації (денатурація при 94 °C — 30 с, відпал праймерів при оптимальній температурі — 30 с, елонгація при 72 °C — 30 с), кінцева елонгація при 72 °C — 8 хв, утримання при 15 °C. Послідовності

використаних праймерів SSR-маркерів (P3C3, P4C2, P6E4, P4E6, Lib19) та TBP/сTBP 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 TBP, сTBP 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+FQ+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: 10⁵ ітерацій випалювання (burn-in) та 2×10⁵ 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., Благівіщенський 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 ΔK , 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 β -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 β -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 β -тубуліну у гетерозиготному стані, або через зміну кількості цих генів у ході 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 β -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 статистичним 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*.

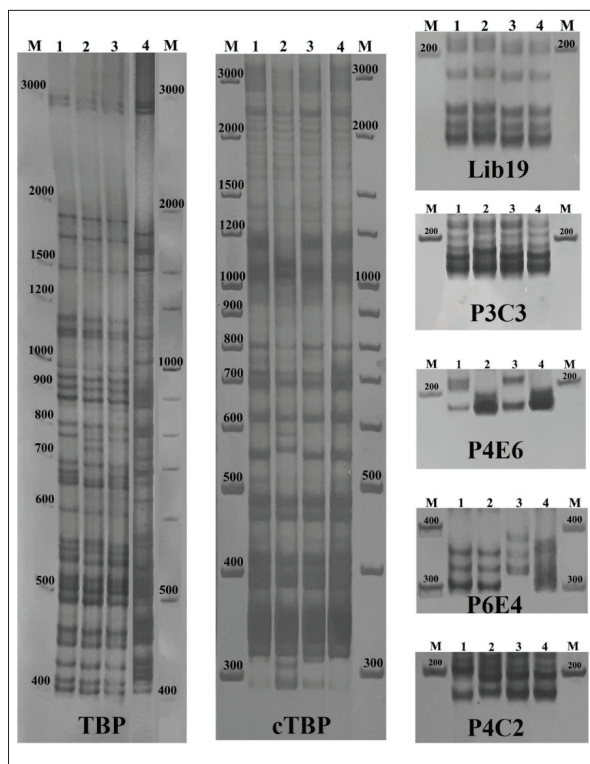


Рис. 1. Молекулярно-генетичні профілі зразків *Camelina microcarpa*, отримані за допомогою TBP/сTBP- та різних SSR-маркерів. М — маркер молекулярної маси, п.н.; 1 — зразок Cm75; 2 — Cm76; 3 — Cm77; 4 — Cm82. Назви зразків наведені у таблиці 1

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; Shnyder 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 (Ijinska 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

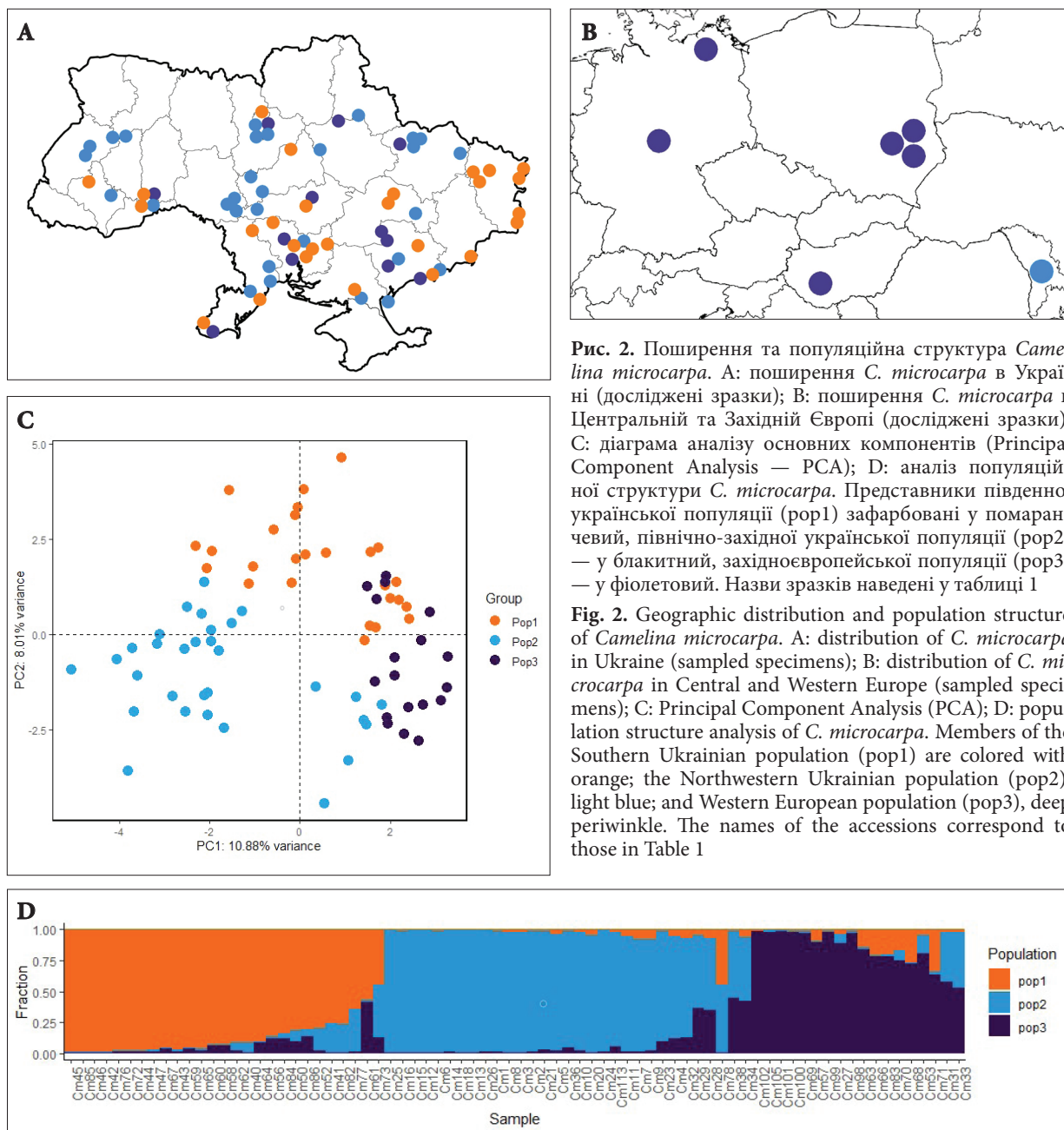


Рис. 2. Поширення та популяційна структура *Camelina microcarpa*. А: поширення *C. microcarpa* в Україні (досліджені зразки); В: поширення *C. microcarpa* в Центральній та Західній Європі (досліджені зразки); С: діаграма аналізу основних компонентів (Principal Component Analysis — PCA); D: аналіз популяційної 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. 2А, В), але й з результатами PCA (рис. 2С), 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 STRUC-TURE (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 *C. 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; Blume et al., 2023, 2024a).

Надалі, використовуючи дані генотипування, отримані за допомогою SSR- та TBP/сTBP-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 *C. 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; Blume 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 *C. microcarpa* у Північній Америці

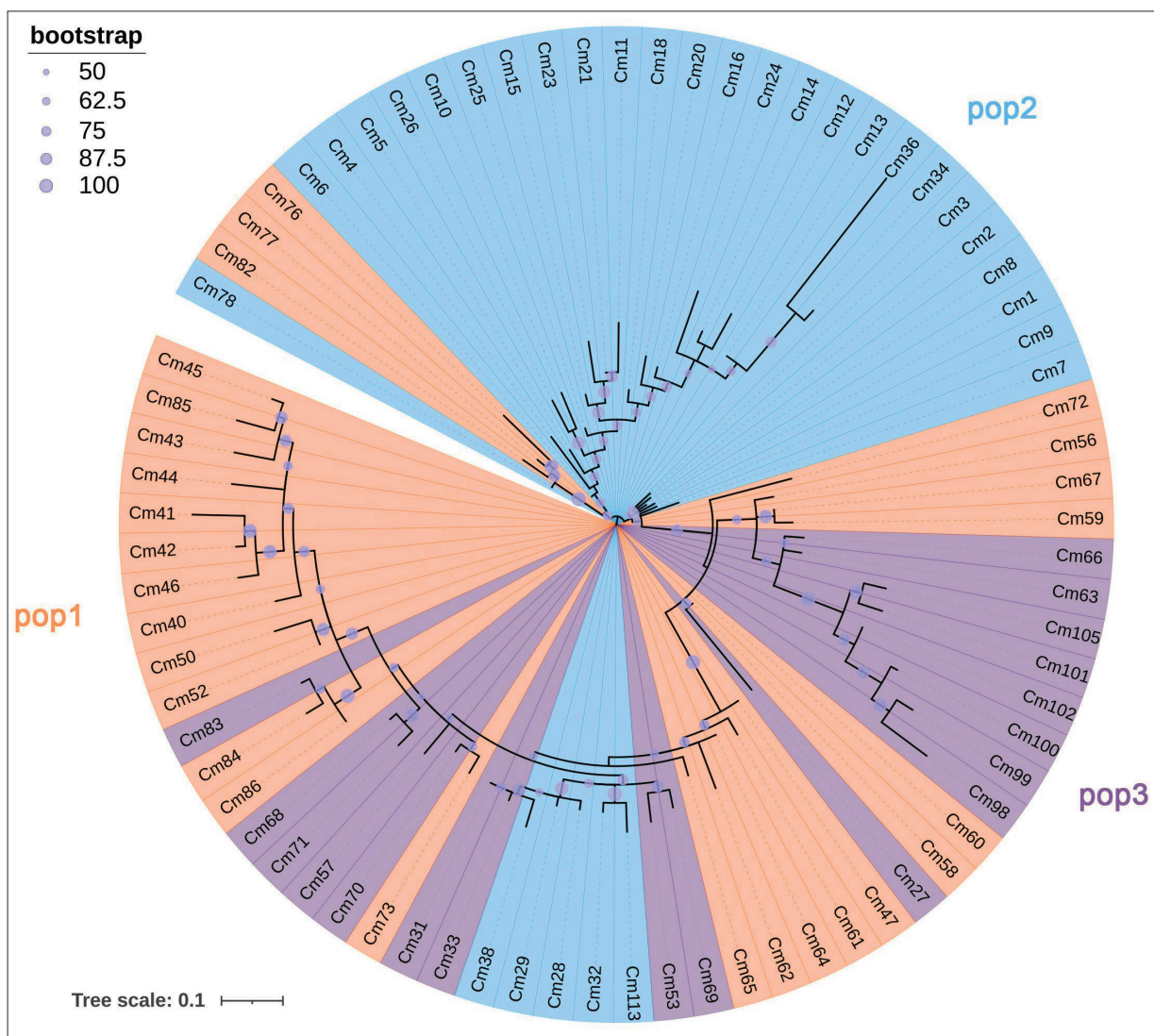


Рис. 3. Філогенетичне дерево досліджуваних зразків *Camelina microcarpa*, реконструйоване за допомогою методу найбільшої правдоподібності (Maximum Likelihood — ML) з бутстреп-підтримкою у 1000 ітерацій. Зразки забарвлені відповідно до їх популяційної приналежності. Назви зразків наведені у таблиці 1

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 $N^6N^7H^7$ 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., Shiyan 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., Рабоконь А.М., Шумілова А.В., Шиян Н.М., Мосякін 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., Nazarenus 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
- 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, Camelinaeae), 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., Eliášová M. 2014. Current occurrence of rare weed *Camelina rumelica* (Čelak.) Velen. in Slovakia. *Thaïsia*, 24(2): 101–109. https://ibot.sav.sk/user/Dano/docs/THAIZSIA_2014_Camelina_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., Minhndand 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. [Ільїнська 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., Jermiin 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. *Рижий ярий: 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/gkae268>
- 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. Рижий і льон як важливе джерело дефіцитної омега-3 жирної кислоти. *Вісник Львівського національного університету природокористування. Серія Агрономія*, (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., Kabar A.M., Pirkov Ya.V., Blume Ya.B. 2022. Characterization of β -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>

- Puechmaille 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/vism2021.10.030>
- 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 β -tubulin gene intron length polymorphism (TBP/cTBP) 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.). *Faktyry 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 рижію 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 рижію 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>
- Shnyder 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>
- Tepfer 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 α -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., Kiprovski 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., Hoffer 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 ¹, R.Y. BLUME ¹, A.M. RABOKON ¹,
S.L. MOSYAKIN ², Y.B. BLUME ¹

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

² 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



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.162>

RESEARCH ARTICLE

Sedum sarmentosum (Crassulaceae) у флорі України

Єва Й. АНДРИК ^{1*}, Олександр І. ШИНДЕР ², Мирослав В. ШЕВЕРА ^{3,1}

¹ Закарпатський угорський інститут імені Ференца Ракоці II, площа Кошута 6, Берегове 90200, Закарпатська обл., Україна

² Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, вул. Садово-Ботанічна 1, Київ 01014, Україна

³ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

* Автор для листування: andrik.eva@kmf.org.ua

Реферат. Вперше наведено дані про сучасне поширення в Україні маловідомого неофіта східноазійського походження *Sedum sarmentosum* (Crassulaceae). Узагальнено відомості про його морфологічні особливості, первинний і вторинний ареали, еколого-ценотичну приуроченість. Цю багаторічну сланку трав'яну рослину (листяний сукулент) культивують як декоративну та ґрунтопокритну в багатьох країнах світу, подекуди вона дичавіє. В Україні вид достовірно відомий в культурі з 1980-х рр. у Національному дендрологічному парку "Софіївка" НАН України (м. Умань, Черкаська обл.). Здичавілі рослини виду вперше виявлені у 2012 р. в м. Ужгород, згодом і в інших населених пунктах України. Обговорено складність відрізнєння спонтанних місцезростань від колоній на місцях культивування. Подано картосхему поширення *S. sarmentosum* в Україні. Вид приурочений виключно до антропогенних місцезростань. Ростає поодиноким або невеликими колоніями у складі несформованих угруповань. В адвентивній флорі України цей чужорідний вид за ступенем натуралізації є колонофітом або ефемерофітом.

Ключові слова: Crassulaceae, *Sedum sarmentosum*, адвентивний вид, біорізноманіття, географія, морфологія, натуралізація

Види роду *Sedum* L. sensu lato (Crassulaceae) традиційно належать до асортименту популярних декоративних рослин, котрі широко культивуються та активно впроваджуються в культуру як централізовано (ботанічними садами та дендропарками, господарствами зеленого будівництва), так і квітникарями любителів (Stephenson, 1994; Sydoruk, 2003; Katalog..., 2015). Спостерігається збільшення кількості

видів, які спонтанно розмножуються в місцях їхнього культивування та за їхніми межами, а згодом натуралізуються у антропогенних біотопах (Zavvalova, 2008; Protoporova, Shevera, 2014; Shynder, Negrash, 2020). В Україні в останній час в озелененні як декоративну та ґрунтопокритну рослину спорадично використовують вид східноазійського походження *S. sarmentosum* Bunge (рис. 1) (Katalog..., 2015). Він здавна

ARTICLE HISTORY. Submitted 05 September 2024. Revised 21 April 2025. Published 29 April 2025

CITATION. Андрик Є.Й., Шиндер О.І., Шевєра М.В. 2025. *Sedum sarmentosum* (Crassulaceae) у флорі України. *Ukrainian Botanical Journal*, 82(2): 162–170. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.162>

© 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/>)

культивується та вже натуралізувався у Північній Америці та деяких країнах Європи (Ohba, 2009; POWO, 2025–onward). В Україні цей вид має нетривалу історію культивування та знаходиться на початкових стадіях розселення, тож додаткові відомості про його використання у декоративному садівництві та спонтанне поширення є актуальними.

В основу роботи покладені оригінальні дослідження, проведені у різних регіонах країни у 2012–2024 рр., опрацьовані також матеріали гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW) і Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України (KWHN) та баз даних *iNaturalist* (2025–onward) та *UkrBIN* (2025–onward). У роботі використано загальноприйняті класифікації чужорідних видів (Naegeli, Thellung, 1905; Schroeder, 1969; Moysakin, Yavorska, 2002; Pyšek et al., 2004).

Sedum sarmentosum культивують у різних країнах світу здебільшого із м'яким і теплим кліматом. Популярності цього виду в квітникарстві сприяють швидкий ріст рослин, невибагливість до умов вирощування, своєрідний габітус, легкість розмноження тощо; крім того, щільний покрив, який утворюють рослини, може стримувати розвиток бур'янів. Рослини витримують посуху та незначний затінок, але за сильного затінення втрачають декоративність, не квітнуть (Stephenson, 1994).

Вид описаний з околиць Пекіна. Проте, через тривале використання у декоративному садівництві межі його первинного ареалу залишаються остаточно не з'ясованими. Природно *S. sarmentosum* поширений у Східній та, частково, Південно-Східній Азії, зокрема у 17 східних і південно-східних провінціях Китаю, у Японії, Кореї, В'єтнамі та на півночі Таїланду. Віддає перевагу затіненим сухим кам'янистим схилам до 1600 м н.р.м. (Fu et al., 2001; Ohba, 2009; Su, Lu, 2014; POWO, 2025–onward). На батьківщині рослини виду відомі як декоративні, лікарські та їстівні (Stephenson, 1994; Fu et al., 2001; Qina, Sun, 2008; Bai et al., 2014, 2016; Lin et al., 2018; Shi et al., 2020; Zong et al., 2020; Liu et al., 2024). Через порушення мейозу рослини *S. sarmentosum* стерильні, що, ймовірно, вказує на його гібридогенне походження (Uhl, Moran, 1972; Stephenson, 1994). Зважаючи на морфологічну та географічну подібність до *S. lineare* Thunb., який має дещо вужчий ареал, припускають,



Рис. 1. *Sedum sarmentosum* на квітнику, Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України, м. Київ (фото О. Шиндера, 2012)

Fig. 1. *Sedum sarmentosum* in a flowerbed at the M.M. Gryshko National Botanical Garden, NAS of Ukraine, Kyiv City (photo by O. Shynder, 2012)

що останній цілком може бути одним із батьківських видів для *S. sarmentosum* (Stephenson, 1994; Fu et al., 2001).

Sedum sarmentosum був відомий задовго до його формального ботанічного опису (Stephenson, 1994). У культурі вид поширений переважно у помірній зоні, рідше у субтропіках і дуже рідко у тропіках — в Азії, Європі, Північній та Центральній Америці (POWO, 2025–onward; <https://www.gbif.org/species/5362004>). Як спонтанофіт (втікач із культури) відомий у східній Азії (за межами первинного ареалу) (Müller, Okuda, 1998; POWO, 2025–onward), Північній Америці (Ohba, 2009), Європі, зокрема: Хорватії (Šegulja, Regula Bevilacqua, 1994), Словенії (Jogan et al., 1995), Іспанії (Castroviejo, Velayos, 1997), Чехії (Pyšek et al., 2002), Угорщині (Balogh et al., 2004), Боснії і Герцоговині (Stešević, Jovanović, 2005; Šoljan, 2011), Швейцарії (Wittenberg, 2005), Бельгії (Verloove, 2006), Австрії (Fischer et al., 2008), Чорногорії (Stešević et al., 2008), Румунії (Sirbu et al., 2011), Словаччині (Medvecká et al., 2012), Італії (Galasso et al., 2024), Німеччині (POWO, 2025–onward). З 2012 р. *S. sarmentosum* зафіксований як адвентивний вид і у флорі України. У межах вторинного ареалу вид часто приурочений до антропогенних місцезростань, зокрема у Хорватії росте на піщаних або кам'янистих антропогенних ґрунтах

і на стінах, де може утворювати майже монодомінантні угруповання (Šegulja, Regula Bevilacqua, 1994). У Північній Америці росте на сухих скелях на висоті до 500 м н.р.м. (Ohba, 2009). Чисельність популяцій виду підтримується завдяки активному вегетативному розмноженню (Šegulja, Regula Bevilacqua, 1994). Рослини схильні швидко розростатися в місцях культивування, утворюючи щільні килими зі стерильних пагонів, які поширюються за межі рокаріїв або можуть звисати з країв квіткових ящиків. У зв'язку з цим рослина може ставати бур'яном на квітниках (Stephenson, 1994). Зауважимо, що *S. sarmentosum* наведений у списку діагностичних видів класу *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977 (Mucina et al., 2016).

У квітникарстві багатьох країн *S. sarmentosum* є найпоширенішим серед інших видів роду східноазійського походження (Stephenson, 1994). Морфологічно близькими до нього є східнокитайсько-японський *S. lineare*, який також культивують, хоча і значно рідше, та східнокитайський ендемічний *S. grammophyllum* Fröd. Від обох цих видів *S. sarmentosum* відрізняється насамперед ширшими і більш соковитими ланцетними листками; *S. lineare* та *S. grammophyllum* мають листки від лінійних до ланцетно-лінійних (Stephenson, 1994; Fu et al., 2001). У межах виду виділено різновид *S. sarmentosum* var. *silvestre* Fröd., який поширений на півдні Китаю (<https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:77250311-1>).

Вид має англomовні назви: "stringy stonecrop", "gold moss stonecrop" і "graveyard moss" (English Names..., 2015). В Україні для нього вже було використано назву "очиток лозоподібний [лозовидний]" (Onuk et al., 2021; Shnyder, 2022a), яку ми пропонуємо залишити. Але латинський епітет (Vademecum..., 1957) "*sarmentosum*" перекладається як "утворюючий довгі і багаточисельні пагони (лози), відприски або вуса", може бути перекладений і як "гіллястий", "плетистий" або "хмизоподібний", що відображає утворення рослиною великої кількості довгих сланких пагонів.

Наводимо синоніміку виду та його коротку морфологічну характеристику, складену на основі власних спостережень у природі та культури й за даними *Flora of China* (Fu et al., 2001) та *Flora of North America* (Ohba, 2009).

***Sedum sarmentosum* Bunge**, Enum. Pl. China Bor.: 104 (1833) [A separately issued preprint of: Bunge, Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg Divers Savans 2: 104 (1835)].

– *S. angustifolium* Z.B. Hu & X.L. Huang, Acta Phytotax. Sin. 19: 311 (1981).

– *S. kouyangense* H. Lév. & Vaniot, Fl. Kouy-Tchéou: 118 (1914).

– *S. sheareri* S. Moore, J. Bot. 13: 227 (1875).

Назва *Sedum sarmentosum*, з описом, була дійсно обнародована А. Бунге у 1833 р., в окремому препринті, який був розповсюджений у тому ж році (Bunge, 1833), а у 1835 р. видрукований у *Mémoires présentés à l'Académie impériale...* (Bunge, 1835); ця публікація 1835 р. помилково наведена у POWO (2025–onward, accessed 22 March 2025) як протокол.

Багаторічна трав'яна, неопушена ґрунтопокривна рослина. Стерильні пагони повзучі, а генеративні — висхідні, розгалужені, рожевуватого кольору, поступово вкорінюються у вузлах по мірі росту, 10–25 см завдовжки. Листки сидячі, в мутовках по три; листкова пластинка світло-жовтувато-зелена, від вузькоромбічноеліптичної до широколанцетної, 1,0–2,8 × 0,3–0,7 см, до основи звужена, загострена. Суцвіття цимозне 3–5-розгалужене, малоквіткове. Квітки сидячі, 5-членні. Чашолистки ланцетні, 3,5–5,0 мм, при основі менш звужені, притуплені. Пелюстки жовті, ланцетні, 5–8 мм завдовжки, більш-менш гострі. Тичинок 10, коротші за пелюстки. Нектарники клиноподібно-чотирикутні, близько 0,5 мм завдовжки. Приймочки розгалужені, довгасті, 5–6 мм завдовжки. Насінини яйцеподібні, близько 0,5 мм завдовжки, недорозвинуті. Цвіте з кінця травня (на півдні України) до початку липня (на півночі).

Використання у квітникарстві в Україні.

Вперше в Україні *S. sarmentosum* був інтродукований (за даними Т.М. Сидорук і Т.А. Швець) до Національного дендрологічного парку "Софіївка" НАН України ще на початку 1980-х рр., де колекція видів роду *Sedum* була найбільшою в Україні (Sydoruk, 2003), хоча з різних причин вид не було внесено до Каталогу рослин дендропарку (Katalog..., 2000b). Інші згадки про *S. sarmentosum* відсутні у вітчизняних джерелах до 2000 р., зокрема, він не був вказаний серед культивованих рослин у каталогах великих центрів інтродукції рослин в Україні: Донецького ботанічного саду НАН України (Katalog..., 1988), Криворізького



Рис. 2. *Sedum sarmentosum*, м. Берегове, вул. Мужайська (фото М. Шевери, О. Шиндера, 2024)

Fig. 2. *Sedum sarmentosum*, Berehove, Muzhayska Str. (photo by M. Shevera, O. Shynder, 2024)



Рис. 3. *Sedum sarmentosum*, м. Берегове, вул. Яноша Арані (фото О. Шиндера, 2024)

Fig. 3. *Sedum sarmentosum*, Berehove, Yanoshi Arany Str. (photo by O. Shynder, 2024)

ботанічного саду НАН України (Katalog..., 2000a), НБС імені М.М. Гришка НАН України (Katalog..., 1997) та Нікітського ботанічного саду — Національного наукового центру НААН України (Katalog..., 1983), а також ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка (Berezkina, 2007). За даними О.І. Шиндера в 2005 р. *S. sarmentosum* культивувався у колекції ґрунтопокривних рослин та на кількох клумбах у дендропарку "Софіївка". У 2007–2008 рр. *S. sarmentosum* вирощувався на кількох ділянках у НБС імені М.М. Гришка НАН України (Kolektsiynyi..., 2008; iNaturalist, 2025–onward). У 2008 р. інтродукційна популяція *S. sarmentosum* була відзначена О. Леоном у Криму в Нікітському ботанічному саду (iNaturalist, 2025–onward). Також, *S. sarmentosum* представлений у колекціях живих рослин ботанічних садів Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, Одеського національного університету імені І.І. Мечникова, Кременецького ботанічного саду (Kolektsiynyi..., 2008; Katalog..., 2015; Onuk et al., 2021).

За даними спеціалізованих ресурсів (iNaturalist, 2025–onward; UkrBIN, 2025–onward) та власними польовими записами авторів (Shynder, 2019) у 2010–2024 рр. *S. sarmentosum* з'явився в асортименті спеціалізованих магазинів та зрідка відмічався і на приватних квітниках у АР Крим, м. Києві, Дніпропетровській, Закарпатській, Запорізькій, Івано-Франківській, Київській, Кірово-

градській, Львівській, Рівненській, Харківській, Чернівецькій та Черкаській, областях.

Спонтанне поширення. Перші здичавілі екземпляри *S. sarmentosum* в Україні були зібрані в 2012 р. у м. Ужгород Закарпатської області, на вул. Підградській, у щілинах між тротуаром та стіною будинку. Впродовж наступних років рослини виду фіксували як у різних мікрорайонах міста (зокрема і на території, прилеглій до міжнародного аеропорту "Ужгород"), так і в інших населених пунктах області. Вони росли у щілинах між будинками та тротуаром, на вуличних занедбаних квітниках, вздовж доріг, як спонтанний бур'ян серед городніх культур. У 2018 та 2020 рр. здичавілі рослини виду було зібрано у Чернівецькій, у 2021 р. — Запорізькій, у 2022 р. — Рівненській і Черкаській, у 2023 — Івано-Франківській областях (за матеріалами KW; Tokaryuk et al., 2022; iNaturalist, 2025–onward; UkrBIN, 2025–onward).

Оскільки *S. sarmentosum* є рослиною, що інтенсивно поширюється вегетативно, він, як і більшість інших представників роду, схильний розростатися в місцях культивування (зокрема, і на закинутих квітниках після припинення догляду) та формувати колонії, як це можна побачити з наведених у базах даних фото, зокрема, відмічених останніми роками у містах Здолбунів, Івано-Франківськ, Київ, Черкаси і в інших населених пунктах (iNaturalist, 2025–onward; UkrBIN, 2025–onward). Відрізнити власне спонтанні

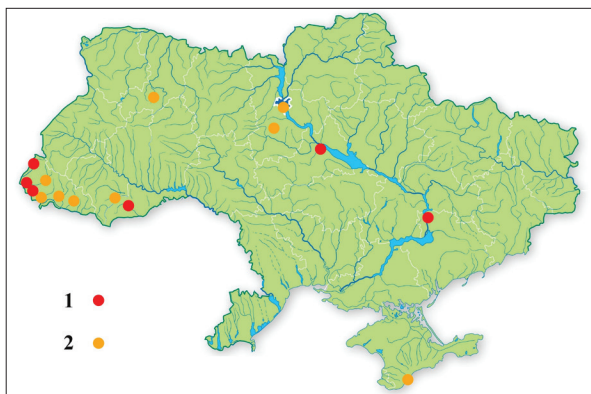


Рис. 4. Картохема поширення *Sedum sarmentosum* в Україні: 1 — спонтанні місцезростання; 2 — субспонтанні місцезростання

Fig. 4. Schematic distribution map of *Sedum sarmentosum* in Ukraine: 1 — spontaneous localities; 2 — subspontaneous localities

місцезростання *S. sarmentosum* від колоній на місцях культивування іноді складно. При явно культигенному походженні колоній, котрі виникли на місцях посадки або безпосередньо навколо них, місцезростання розглядаємо як субспонтанні. Зважаючи на стерильність рослини, формування спонтанних місцезростань відбувається лише завдяки випадковому занесенню вегетативних діаспор.

Наводимо перелік відомих спонтанних місцезнаходжень *S. sarmentosum* в Україні.

Закарпатська область: м. Ужгород, вулиці Бачинського, Загорська, Підградська, Собранецька, Українська, Яроцька, 2012, Андрик (vidi, non lecta); вул. Бачинського, кілька куртин у травостої, 19.07.2024, Андрик (<https://www.inaturalist.org/observations/240100979>); там же, вул. Грушевського, неподалік перехрестя з вул. 8 Березня, під парканом муру приватного будинку та біля закинутої території при будинку, 2015, Шевера (vidi); там же, вул. Духновича між тротуарною плиткою, спонтанно, невелика куртина, 26.10.2021, Шиндер (Shynder, 2022b); там же, вул. Духновича, у щілинах між бруківкою тротуару, 20.10.2024, Андрик (<https://www.inaturalist.org/observations/248731335>). — Ужгородський р-н, селище Велика Добронь, неподалік будинків, вздовж дороги, у дворах, на цвинтарі, спонтанно розповсюдився із цвинтаря, 2016, Андрик (vidi). — Берегівський р-н, м. Берегове, безпосередньо вздовж узбіччя

однієї з центральних доріг міста, вул. Мікеша, 01.05.2024, Шевера, Шиндер (<https://www.inaturalist.org/observations/217267010>); вул. Мужайська, на карнизі над входом у під'їзд одного з п'ятиповерхових будинків, 02.05.2014, Шевера, Андрик (<https://www.inaturalist.org/observations/267402063>); там же, 01.05.2024, Шевера, Шиндер (<https://www.inaturalist.org/observations/217238813>) (рис. 2); вул. Яноша Арані, у щілинах тротуару, 01.05.2024, Шиндер, Шевера (KW s.n.) (рис. 3).

Запорізька область: Запорізький р-н, с. Андріївка, на узбіччі вулиці, 04.05.2021, О. Левон (<https://www.inaturalist.org/observations/106553500>); неподалік попереднього, на узбіччі сусідньої вулиці, 08.05.2021, О. Левон (<https://www.inaturalist.org/observations/105800032>).

Черкаська область: м. Черкаси: вул. Олексія Панченка, 05.06.2022, Е. Шувалова (https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=248853); вул. Університетська, на моховій подушці на асфальті поблизу будинку, 16.09.2022, М. Гаврилюк (https://ukrbin.com/show_image.php?imageid=264968).

Чернівецька область: м. Чернівці, єврейський цвинтар на кам'яних плитах, 08.10.2018, Шевера, О. Кучер, Л. Зав'ялова (KW136277); на дамбі по вул. Прутська, здичавілі великі колонії, 03.09.2020, І. Чорней, А. Токарюк (CHER) (Tokaryuk et al., 2022).

Додатково наводимо перелік субспонтанних місцезнаходжень *S. sarmentosum* в Україні.

Автономна Республіка Крим: Ялтинський район, Нікітський ботанічний сад, невелика колонія інтродукційного походження, 17.07.2008, О. Левон (<https://www.inaturalist.org/observations/129658031>).

Закарпатська область: Виноградівський р-н, с. Вилок, на узбіччі вул. Жигмонда, 20.03.2024, О. Tóth (<https://www.inaturalist.org/observations/203208134>). — Мукачівський р-н, м. Свалява, палісадник перед приватним будинком, вул. Головна, 47, 2015, Шевера (vidi non lecta). — Тячівський р-н, с. Дубове, кам'янисте узбіччя двору, 03.10.2024, V. Zorko (<https://www.inaturalist.org/observations/249878048>). — Хустський р-н, м. Хуст, вул. Івана Чендея, біля закинутого будівлі кафе, колонія на узбіччі дороги навколо колишнього квітника, 29.04.2024, Шиндер (vidi).

Івано-Франківська область: Косівський р-н, с. Кобаки, вул. Фенчука, здичавіло на узбіччі

дороги, неподалік квітника, 06.08.2023, Шевера (KW164603).

Київ: НБС імені М.М. Гришка, з пн. боку лабораторного корпусу № 2, на щербистому субстраті і по муру, колонія розміром 6 м², на місці садіння у 2012 р., 03.06.2019, Шиндер (KWHN 103475); там же, 14.12.2021, Шиндер (www.inaturalist.org/observations/103152691); НБС імені М.М. Гришка, між корпусами № 2 і № 5, на сухому газоні та мурах біля квітників, локально (Shynder, 2019).

Київська область: Білоцерківський р-н, селище Дослідницьке, на краю площі, невелика колонія на місці колишньої клумби, 08.04.2023, О. Левон (<https://www.inaturalist.org/observations/154344584>).

Рівненська область: Рівненський р-н, м. Здолбунів, на перехресті вул. Лесі Українки та вул. 2 Лютого, на узбіччі дороги під багатоповерховим будинком, 15.08.2022, О. Левон (<https://www.inaturalist.org/observations/131178250>).

На основі наведених місцезнаходжень складено картосхему сучасного поширення *S. sarmentosum* в Україні (рис. 4). Загалом здичавілі колонії та окремі куртини виду зафіксовано в 14 населених пунктах, але ознаки спонтанного походження місцезростань відзначені поки у містах Берегове та Ужгород і селищі Велика Добронь Закарпатської області, містах Черкаси і Чернівці та селищі Андріївка Запорізької області. Інші місцезростання були виявлені надто близько із місцями культивування (або імовірними місцями культивування), щоб вважати їх повноцінно спонтанними.

В Україні *S. sarmentosum* приурочений виключно до антропогенних місцезростань, де росте поодинокі або невеликими колоніями у складі несформованих угруповань. Відповідно до прийнятих класифікацій видів чужорідних рослин, у складі адвентивної фракції флори України *S. sarmentosum* є: за часом занесення — неофітом, за способом імміграції

— ергазіофітою, за ступенем натуралізації це нестабільний елемент флори, у більшості спонтанних місцезростань — колонофіт або ефемерофіт. Всі спонтанні місцезростання виду пов'язані з поширенням із приватних квітників. Без сумніву, у здичавілому стані рослини *S. sarmentosum* мають більш широке поширення в країні, тому слід здійснювати моніторинг з метою фіксації його нових локалітетів.

Потенційні наслідки впливу на довкілля від його поширення є незначними. В місцях дичавіння колонії *S. sarmentosum* здатні певний час утримувати місцезростання, за умови відсутності заростання біотопу високорослими ценотично-активними рослинами. Але активного розповсюдження виду в межах України та вкорінення у природні ценози поки не відзначено.

Подяки

Автори вдячні кураторам колекції багаторічних рослин Національного дендрологічного парку "Софіївка" НАН України Т.М. Сидорук та Т.А. Швець за ознайомлення з колекцією видів родини *Crassulaceae* та люб'язно наданою інформацією щодо культивування дослідженого виду, а також чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну, Л.В. За'вяловій та Г.В. Бойко (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України) за висловлені рекомендації, детальні слушні доповнення й уточнення до тексту рукопису.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Є.Й. Андрик:  <https://orcid.org/0000-0001-9923-6395>

О.І. Шиндер:  <https://orcid.org/0000-0003-1146-0873>

М.В. Шевера:  <https://orcid.org/0000-0002-1178-0458>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Bai Y., Lu H., Hu L., Hong D., Ding L., Chen B. 2014. Effect of *Sedum sarmentosum* Bunge extract on aristolochic acid-induced renal tubular epithelial cell injury. *Journal of Pharmacological Sciences*, 124(4): 445–456. <https://doi.org/10.1254/jphs.13216FP>
- Bai Y., Chen B., Hong W., Liang Y., Zhou M., Zhou L. 2016. *Sedum sarmentosum* Bunge extract induces apoptosis and inhibits proliferation in pancreatic cancer cells via the hedgehog signaling pathway. *Oncology Reports*, 35: 2775–2784. <https://doi.org/10.3892/or.2016.4679>

- Balogh L., Dancza I., Király G. 2004. A magyarországi neofitonok időszerű jegyzéke, és besorolásuk inváziós szempontból [Actual list of neophytes in Hungary, and their classification according their invasiveness]. In: *Biológiai inváziók Magyarországon — Özönmövények* [Biological invasions in Hungary — Invasive plants]. Eds B. Mihály, Z. Botta-Dukát. Budapest: KvVM TvH & Természet BÚVÁR Alapítvány Kiadó, pp. 61–92.
- Berezkina V. 2007. Assessment of the success of the introduction of *Sedum* L. species. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Introduction and Preservation of Plant Diversity*, 11: 4–6. [Березкіна В. 2007. Оцінка успішності інтродукції видів *Sedum* L. Вісник КНУ імені Тараса Шевченка. Серія: Інтродукція та збереження рослинного різноманіття, 11: 4–6.]
- Bunge A.A. 1833. *Enumeratio plantarum, quas in China boreali collegit. Anno 1831.* pp. 75–148 (self-published). Available at: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/28849056#page/3/mode/lup> (Accessed 18 April 2025).
- Bunge A.A. 1835. *Enumeratio plantarum, quas in China boreali collegit. Anno 1831. Mémoires présentés à l'Académie impériale des sciences de St. Petersbourg par divers savans et lus dans ses assemblées*, 2: 75–148. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.41483>
- Castroviejo S., Velayos M. 1997. *Sedum*. In: *Flora iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Vol. 5. Eds Castroviejo S., Aedo C., Laínz M., Morales R., Muñoz Garmendia F., Nieto Feliner G., Paiva J. Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC, p. 121–153.
- English Names for Korean Native Plants*. 2015. Eds S. Lee, K. S. Chang. Pocheon: Korea National Arboretum, 761 pp.
- Fischer M.A., Oswald K., Adler W. 2008. *Excursionsflora für Österreich, Liechtenstein, und Südtirol*. 3 Auflage. Linz: Land Oberösterreich, Geozentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen, 1392 pp.
- Fu K.J., Ohba H., Gilbert M.G. 2001. *Crassulaceae*. In: *Flora of China*. Vol. 8. Eds Z.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, pp. 202–268. Available at: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=10225 (Accessed 22 March 2025).
- Galasso G., Conti F., Peruzzi L., Alessandrini A., Ardenghi N.M.G., Bacchetta G., Banfi E., Barberis G., Bernardo L., Bouvet D., Bovio M., Castello M., Cecchi L., Del Guacchio E., Domina G., Fascetti S., Gallo L., Guarino R., Gubellini L., Guiggi A., Hofmann N., Iberite M., Jiménez-Mejías P., Longo D., Marchetti D., Martini F., Masin R.R., Medagli P., Musarella C.M., Peccenini S., Podda L., Prosser F., Roma-Marzio F., Rosati L., Santangelo A., Scoppola A., Selvaggi A., Selvi F., Soldano A., Stinca A., Wagensommer R.P., Wilhalm T., Bartolucci F. 2024. A second update to the checklist of the vascular flora alien to Italy. *Plant Biosystems — An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 158(2): 297–340. <https://doi.org/10.1080/11263504.2024.2320129>
- iNaturalist. 2025–onward. *Sedum sarmentosum*. Available at: https://www.inaturalist.org/observations?taxon_id=118473 (Accessed 28 March 2025).
- Jogan N., Bačić T., Vrešč B. 1995. Prispevek k poznavanju flore okolice Ormoža (vzhodna Slovenija). *Natura Sloveniae*, 1(1): 5–28.
- Katalog dekorativnykh trav'yanistykh roslyn botanichnykh sadiv i dendroparkiv Ukrainy*. 2015. Ed. S.P. Mashkovska. Kyiv, 282 pp. (electronic edition). [Каталог декоративних трав'янистих рослин ботанічних садів і дендропарків України. 2015. За ред. С.П. Машковської. Київ, 282 с. (електронне видання).] Available at: www.nbg.kiev.ua/upload/biblio/katalog.pdf (Accessed 17 March 2024).
- Katalog rasteniy Donetskogo botanicheskogo sada*. 1988. Ed. E.N. Kondratyuk. Kyiv: Naukova Dumka, 528 pp. [Каталог растений Донецкого ботанического сада. 1988. Под ред. Е.Н. Кондратюка. Київ: Наукова думка, 528 с.]
- Katalog rasteniy Krivorozhskogo botanicheskogo sada*. 2000a. Ed. A.T. Grevtsova Kyiv: Fitosotsiotsentr, 162 pp. [Каталог растений Криворожского ботанического сада. 2000а. Под ред. А.Т. Гревцовой. Київ: Фитосоціоцентр, 162 с.]
- Katalog rasteniy Tsentralnogo botanicheskogo sada im. N.N. Gryshko*. 1997. Ed. N.A. Kokhno. Kyiv: Naukova Dumka, 437 pp. [Каталог растений Центрального ботанического сада им. Н.Н. Гришко. 1997. Под ред. Н.А. Кохно. Київ: Наукова думка, 436 с.]
- Katalog roslyn dendrolohiichnoho parku "Sofiivka"*. 2000b. Ed. I.S. Kosenko. Uman: Uman Publishing and Printing Enterprise, 160 pp. [Каталог рослин дендрологічного парку "Софіївка". 2000b. За ред. І.С. Косенка. Умань: Уманське видавничо-поліграфічне підприємство, 160 с.]
- Katalog tsvetochnykh i dekorativnykh trav'yanistykh rasteniy kolektsii Nikitskogo botanicheskogo sada*. 1983. Eds L.E. Soboleva, A.M. Mustafin, G.N. Shestachenko, G.F. Feofilova. Yalta: Nikitsky Botanical Garden, 86 pp. [Каталог цветочных и декоративных травянистых растений коллекции Никитского ботанического сада. 1983. Сост. Л.Е. Соболева, А.М. Мустафин, Г.Н. Шестаченко, Г.Ф. Феофилова. Ялта: Никитский ботанический сад, 86 с.]
- Kolektsiyniy fond kvitnykovo-dekorativnykh roslyn Natsionalnoho botanichnoho sadu im. M.M. Hryshka NAN Ukrainy. Katalog roslyn*. 2008. Eds V. Horobets, S. Mashkovska, Yu. Buydin. Ternopil: Medobory. 180 pp. [Колекційний фонд квітничково-декоративних рослин Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України. Каталог рослин. 2008. За ред. В.Ф. Горобця, С.П. Машковської, Ю.В. Буйдіна. Тернопіль: Медобори. 180 с.]
- Lin U., Luo H., Wang X., Zheng M., Jin Q., Chen H., Pan P., Zhang J. 2018. Flavanones from *Sedum sarmentosum* Bunge alleviate CCl₄-induced liver fibrosis in rats by targeting TGF- β 1/T β R/smad pathway in turn inhibiting epithelial mesenchymal transition. *Evidence-Based Complementary Alternative Medicine*, 1: 1–10. <https://doi.org/10.1155/2018/3080837>
- Liu Z., Chen L., Chen M., Linghu L., Liao Z., Chen M., Wan, G. 2024. Sarmenitol H derived from *Sedum sarmentosum* Bunge directly targets FXR to mitigate cholestasis by recruiting SRC-1. *Phytomedicine*, 130: 155759. <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2024.155759>

- Medvecká J., Kliment J., Májeková J., Halada L., Zaliberová M., Gojdičová E., Feráková V., Jarolímek I. 2012. Inventory of the alien flora of Slovakia. *Preslia*, 84: 257–309.
- Mosyakin S.L., Yavorska O.G. 2002. The nonnative flora of the Kiev (Kyiv) Urban Area, Ukraine: A checklist and brief analysis. *Urban Habitats*, 1(1): 45–65.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19(S1): 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Müller N., Okuda S. 1998. Invasion of alien plants in floodplains — a comparison of Europe and Japan. In: *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*. Eds U. Starfinger, K. Edwards, I. Kowarik, M. Williamson. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 321–332.
- Naegeli O., Thellung A. 1905. *Die Flora des Kantons Zurich. I Teil: Die Ruderal- und Adventivflora*. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, 50. Zürich: Fäsi & Beer, pp. 225–305.
- Ohba H. 2009. *Sedum*. In: Flora of North America Editorial Committee (eds.). *Flora of North America North of Mexico*. Vol. 8. New York, Oxford: Oxford University Press, pp. 199–222. Available at: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=129989 (Accessed 29 March 2025).
- Onuk L., Petruk Yu., Chubata T. 2021. *Kremenetskyi botanichnyi sad. Katalog roslyn viddilu fitosozolohii*. Vinnytsya: TOV "TVORY", 120 p. [Онук Л. Л., Петрук Ю. В., Чубата Т. В. 2021. *Кременецький ботанічний сад. Каталог рослин відділу фітосозології*. Вінниця: ТОВ "ТВОРИ", 120 с.]
- POWO. 2025–onward. *Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew*. Available at: <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:276014-1> (Accessed 22 March 2025).
- Protopopova V.V., Shevera M.V. 2014. Ergasiophytes of the Ukrainian flora. *Biodiversity: Research and Conservation*, 35(1): 31–46. <https://doi.org/10.2478/biocr-2014-0018>
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek M., Webster G.L., Williamson M., Kirschner J. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53(1): 131–143. <https://doi.org/10.2307/4135498>
- Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtěk J.Jr., Chytrý M., Jarošík W., Kaplan Z., Krahulec F., Moravcová L., Pergl J., Štajerová K., Tichý L. 2002. Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia*, 74: 97–186.
- Qin F., Sun H.-X. 2008. Immunosuppressive activity of the ethanol extract of *Sedum sarmentosum* and its fractions on specific antibody and cellular responses to ovalbumin in mice. *Chemistry & Biodiversity*, 5: 2699–2709. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200890224>
- Schroeder F.-G. 1969. Zur Klassifizierung der Anthropochoren. *Vegetatio*, 16(5/6): 225–238.
- Šegulja N., Regula Bevilacqua L.J. 1994. *Sedum sarmentosum* Bunge a newcomer in Croatian flora. *Natura Croatica*, 3(1): 91–97.
- Shi D., Gong Y., Huang X., Zhang W.K., Tang H., Li X. 2020. *Sedum sarmentosum* protects against alcoholic fatty liver disease in mice. *The Journal of Phytopharmacology*, 9(1): 1–4. <https://doi.org/10.31254/phyto.2020.9101>
- Shynder O. 2019. Spontaneous flora of M.M. Gryshko National Botanical Garden of the NAS of Ukraine (Kyiv). 3. Escaped plants. *Plant Introduction*, 83(3): 14–29. [Шиндер О.І. 2019. Спонтанна флора Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України (м. Київ). Повідомлення 3. Адвентивні види: ергазіофіти. *Інтродукція рослин*, 83(3): 14–29.] <https://doi.org/10.5281/zenodo.3404102>
- Shynder O. 2022a. Cultivated plants of the Rzhyschiv city amalgamated territorial community. In: *Studies of "Hlyboki Balyky" Ecological Research Station. Biodiversity of Rzhyschiv city amalgamated territorial community*. Issue 2. Chernivtsi: Druk Art, pp. 47–115. [Шиндер О.І. 2022a. Культурна флора Ржищівської МОТТ. В кн.: *Наукові праці Екологічної дослідницької станції "Глибокі Балики"*. Біорізноманіття Ржищівської міської об'єднаної територіальної громади. Вип. 2. Чернівці: Друк Арт, с. 47–115.]
- Shynder O. 2022b. Findings of alien plants in the western and northern regions of Ukraine. *Ecological Sciences*, 44(5): 243–248. [Шиндер О.І. 2022b. Знахідки чужорідних рослин у західному і північному регіонах України. *Екологічні науки*, 44(5): 243–248.] <https://doi.org/10.32846/2306-9716/2022.eco.5-44.37>
- Shynder O.I., Negrash Yu.M. 2020. *Sedum pallidum* (Crassulaceae) — alien species of the flora of plain part of Ukraine. *Plant Introduction*, 85/86: 75–84. <https://doi.org/10.46341/PI2020009>
- Sîrbu C., Oprea A., Eliáš P. jun., Ferus P. 2011. New contribution to the study of alien flora in Romania. *Journal of Plant Development*, 18: 121–134.
- Šoljan D. 2011. *Sedum sarmentosum* Bunge (Crassulaceae), an allochthonous species in the flora of Bosnia and Herzegovina. *Herbologija*, 12(3): 15–21.
- Stephenson R. 1994. *Sedum cultivated stonecrops*. Oregon: Timber Press Portland, 335 pp.
- Stešević D., Jovanović S. 2005. Contribution to the knowledge of non indigenous flora of Montenegro. In: *Proceedings of the Workshop devoted to 25th Anniversary of the Faculty of Sciences and Mathematics at University of Montenegro: Contemporary mathematics, physics and biology*. Ed. S. Terzić. Podgorica, pp. 65–78.

- Stešević D., Petrović D., Bujanja N., Vuksanović S., Biberdžić V. 2008. Contribution to the flora of Montenegro. *Natura Montenegrina, Podgorica*, 7(3): 463–480.
- Su M.-H., Lu P.-F. 2014. *Sedum sarmentosum* Bunge (Crassulaceae), a newly naturalized herb in Taiwan. *Taiwania*, 59(1): 82–85. <https://doi.org/10.6165/tai.2014.59.82>
- Sydoruk T.M. 2003. *Sedum* L. for landscape design. *Plant Introduction*, 3: 143–145. [Сидорук Т.М. 2003. Очитки для озеленення. *Інтродукція рослин*, 3: 143–145.] <https://doi.org/10.5281/zenodo.3253262>
- Tokaryuk A.I., Volutsa O.D., Chorney I.I., Yakushenko D.M. 2022. New findings of alien plants in the Chernivtsi Region. *Visnyk Chernivetskoho universytetu, Biolihiya (Biologichni systemy)*, 14(2): 172–177. [Токарюк А.І., Волуца О.Д., Чорней І.І., Якушенко Д.М. 2022. Нові знахідки адвентивних рослин у Чернівецькій області. *Вісник Чернівецького університету. Біологія*, 14(2): 172–177.] <https://doi.org/10.31861/biosystems2022.02.172>
- Uhl C.H., Moran R. 1972. Chromosomes of Crassulaceae from Japan and South Korea. *Cytologia*, 37: 59–81.
- UkrBIN. 2025–onward. *Ukrainian Biodiversity Information Network, Sedum sarmentosum*. Available at: <http://www.ukrbin.com/index.php?id=96870> (Accessed 22 March 2025).
- Vademecum methodi systematis plantarum vascularium. Fasc. II. Lexicon latino-rossicum pro botanicis*. 1957. Ed. B. Schischkin. Moscow; Leningrad: Ed. Acad. Sci. URSS, 336 pp.
- Verloove F. 2006. Catalogue of neophytes in Belgium (1800–2005). *Scripta Botanica Belgica*, 39: 1–89.
- Wittenberg R. (ed.) 2005. An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland. *CABI Bioscience Switzerland Centre report to the Swiss Agency for Environment, Forests and Landscape*. Delémont, 416 pp.
- Zavyalova L. 2008. *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich (Crassulaceae) – a new ergasiophyte in the flora of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 65(6): 876–881. [Зав'ялова Л.В. 2008. *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich (Crassulaceae) — новий ергасіофіт у флорі України. *Український ботанічний журнал*, 65(6): 876–881.]
- Zong Y., Sun J., Guo J., Jin M., Zhou W., Li G. 2020. Chemical constituents from the whole plants of *Sedum sarmentosum* Bunge and their chemotaxonomic significance. *Biochemical Systematics and Ecology*, 93: 104180. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2020.104180>

***Sedum sarmentosum* (Crassulaceae) in the Ukrainian flora**

E.J. ANDRIK ¹, O.I. SHYNDER ², M.V. SHEVERA ^{3,1}

¹ Ferenc Rakoczi II Transcarpathian Hungarian College of Higher Education,
6 Koshut Sq., Berehove 90200, Transcarpathia Oblast, Ukraine

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

³ M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. This article presents the first systematized data on the current distribution in Ukraine of the little-known neophyte *Sedum sarmentosum* (Crassulaceae), a species of East Asian origin. Information is summarized regarding its morphological traits, primary and secondary ranges, and ecological-coenotic preferences. This perennial creeping herbaceous plant (a leaf succulent) is cultivated as an ornamental groundcover in many countries worldwide, and in some regions it has become escaped and naturalized. In Ukraine, it has been reliably recorded in cultivation since the 1980s at the Sofiyivka National Dendrological Park of the National Academy of Sciences of Ukraine (Uman, Cherkasy Region). Wild-growing specimens were first discovered in 2012 in the city of Uzhhorod, and later in other settlements. The difficulty of distinguishing spontaneous occurrences from colonies at former cultivation sites is discussed. A distribution map of *S. sarmentosum* in Ukraine is provided. The species is strictly confined to anthropogenic habitats. It occurs either as solitary plants or in small colonies within ruderal communities. In the alien flora of Ukraine, this alien species is classified as a colonophyte or, in some cases, as an ephemero-phyte, based on its degree of naturalization.

Keywords: alien species, biodiversity, Crassulaceae, geography, morphology, naturalization, *Sedum sarmentosum*



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.171>

RESEARCH ARTICLE

Вплив передпосівної обробки наночастинками срібла та міді на лектин-залежні адаптивні реакції *Triticum aestivum* (Poaceae) до збудника очкової плямистості *Oculimacula yallundae* (Helotiales, Ascomycota)

Юлія М. ПИСЬМЕННА * , Ольга О. ПАНЮТА ,
Вікторія Н. БЕЛАВА , Ольга П. ОЛЬХОВИЧ , Наталія Ю. ТАРАН 

Київський національний університет імені Тараса Шевченка,
ННЦ "Інститут біології та медицини",
вул. Володимирська 64/13, Київ 01601, Україна

* Автор для листування: pismennaya64@gmail.com

Реферат. Досліджено морфометричні параметри та лектинову активність проростків м'якої озимої пшениці (*Triticum aestivum*), інokульованих суспензією конідій гриба-збудника очкової плямистості (*Oculimacula yallundae*), за умов передпосівної обробки наночастинками срібла та міді. Показано, що така обробка насіння двох різних за стійкістю сортів пшениці (сприйнятливого 'Миронівська 808' і відносно стійкого 'Renan') впливає на ріст проростків обох сортів, вміст білка та лектинову активність різних клітинних фракцій. Встановлено, що лектинова активність фракцій клітинних стінок і клітинних органел проростків пшениці за інфікування та передпосівної обробки була вищою, ніж у неінфікованих проростків. Динаміка лектинової активності різних клітинних фракцій внаслідок інфікування відрізнялася. Реакція-відповідь була більш вираженою у проростків відносно стійкого до патогена сорту 'Renan'. Передпосівна обробка наночастинками Ag і Cu індукувала лектин-залежні захисні реакції проростків пшениці обох досліджуваних сортів. Отримані результати є перспективними для подальшого вивчення та використання наночастинок металів для захисту рослин від біотичних та абіотичних чинників.

Ключові слова: *Pseudocercospora herpotrichoides*, білок, індекс толерантності, лектинова активність, морфометрія, наночастинки, озима пшениця, патоген

Вступ

Однією з найнебезпечніших хвороб зернових культур є очкова плямистість, або церкоспорельоз, чи прикоренева церкоспорельозна гниль,

яка спричиняє вилягання пшениці, ячменю і жита. Зараження рослин відбувається весною у фазі виходу в трубку. Активному розвитку хвороби сприяють волога холодна осінь, м'яка зима та прохолодна весна з опадами (Vusatyy, 2005).

ARTICLE HISTORY. Submitted 24 September 2024. Revised 24 April 2025. Published 29 April 2025

CITATION. Pysmenna Yu.M., Panyuta O.O., Belava V.N., Olkhovych O.P., Taran N.Yu. 2025. Effect of pre-sowing treatment with silver and copper nanoparticles on the lectin dependent adaptive reactions of *Triticum aestivum* (Poaceae) to the eyespot causal agent *Oculimacula yallundae* (Helotiales, Ascomycota). *Ukrainian Botanical Journal*, 82(2): 171–185. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.02.171>

© 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/>)

В Україні перші повідомлення про очкову плямистість з'явилися ще в 1960-х роках (Dzumabaev, 1963). У 2007 р. хвороба була поширена в Західному Лісостепу (Kryuchkova, 2007), а вже за кілька років — на території всієї країни (Kryuchkova, 2013).

Це одна з хвороб пшениці, яку викликає гриб *Oculimacula yallundae* (Wallwork & Spooner) Crous & W. Gams, відомий згідно з даними *Mycobank* (<https://www.mycobank.org/>) також за такими синонімічними назвами: *Cercospora herpotrichoides* Fron, *Helgardia herpotrichoides* (Fron) Crous & W. Gams, *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron) Deighton, *Ramulispora herpotrichoides* (Fron) Arx i *Tapesia yallundae* Wallwork & Spooner.

Використання фунгіцидів для захисту рослин від *O. yallundae* з часом втрачає ефективність, оскільки патоген набуває стійкості до них. Виникає необхідність додаткового використання хімічних препаратів, що збільшує забруднення навколишнього середовища. Крім того, гриб зберігається у рештках рослин, які згодом виступають джерелом інфекції. На сьогодні абсолютно імунних до збудника очкової плямистості сортів пшениці немає (Vusatyy, 2005).

У пошуках альтернативних засобів захисту рослин науковці використовують різноманітні підходи, а саме створення генетично захищених сортів (Vusatyy, 2005), застосування мікробіологічних препаратів (Kravchenko et al., 2014) і використання водних розчинів нанодисперсних частинок металів (Lopatko, 2012).

Практичне застосування наночастинок обумовлене їхніми унікальними властивостями: антибактеріальними, антифунгальними, протівірусними і ріст-стимулюючими (Chekman, 2009; Belava et al., 2017; Rizwan et al., 2017; Mansoor et al., 2021; Tortella et al., 2024). Використання наночастинок металів для передпосівної обробки насіння стимулює стійкість рослин до збудників хвороб і несприятливих факторів середовища, підвищує їхню продуктивність і сприяє отриманню екологічно чистої продукції (Masarovičová, Králová, 2013; Taran et al., 2016). Наночастинки біогенних металів (Cu, Fe, Mn, Zn) та Ag активізують антиоксидантні системи, пригнічують утворення та накопичення продуктів окиснення ліпідів, спричинені патологічним процесом за інфікування *O. yallundae* (Panyuta et al., 2016). Індуковану наночастинками металів стійкість рослин пшениці до збудника

очкової плямистості можна оцінити за ростовими та фізіологічними параметрами, які відображають їхній стан за певних умов середовища (Lacko-Bartosova et al., 2010; Qiu et al., 2018).

Важливе значення у захисті рослин від патогенів належить лектинам і лектиноподібним білкам (Hwang, Hwang, 2011), які взаємодіють з поверхнею бактеріальних клітин, спор і гіф грибів, внаслідок чого зупиняється їхній ріст і блокується розвиток патологічного процесу (Kim et al., 2015; Moradi et al., 2021). Дослідження антибактеріальної та антифунгальної активності лектинів показують, що мінімум дві третини загальної кількості цих рослинних білків і понад 90% досліджених лектинів рослин родини *Fabaceae* виявляють бактерицидну та бактеріостатичну активність. Більшість лектинів продемонстрували антибіотичні властивості широкого спектра дії, які охоплюють грампозитивні та грамнегативні бактерії. Основною умовою токсичності рослинного лектину для грибів є спроможність перехресно зв'язувати/зшивати поверхневі глікокон'югати клітини патогена, в першу чергу молекули хітину. Зв'язування відбувається в разі активації кількох активних центрів багатовалентної молекули лектину і призводить до загибелі клітини патогена або інгібування росту гриба (Konozy et al., 2022).

Відмічено суттєве збільшення активності рослинних лектинів не тільки за умов інфікування *O. yallundae*, а й як відповідь здорових проростків на обробку неіоногенним розчином наночастинок металів (Ag, Cu, Fe, Mn, Zn) (Panyuta et al., 2016). Це вказує на можливість превентивного використання наночастинок для передадаптивної індукції ендогенних захисних реакцій на можливу патогенну інфекцію (на гіпотетичну загрозу патогенезу).

Захисна функція лектинів реалізується двома шляхами — через безпосередній контакт із відповідними вуглеводними рецепторами на поверхні чутливої клітини (аглотинація та адгезія), або через опосередкований рецепторами мембрани сигнальний шлях, в основі якого лежить здатність лектину запускати складний ланцюг внутрішньоклітинних перетворень та індукувати реакцію-відповідь (Rudiger, Gabius, 2001).

Захист клітин рослин від хітинвмісних фітопатогенів, до яких належить і *O. yallundae*, обумовлений специфічністю лектинів до мономера (N-ацетил-D-глюкозаміну (GlcNAc) і олігомерів

хітину, які містяться в клітинній стінці патогена (Mamenko, 2014; Pusztahelyi, 2018). Крім того, захисні функції лектинів полягають у передачі сигналів на клітинному рівні. Це пов'язано з іонними потоками, які є результатом зміни проникності мембран при зв'язуванні мономерів клітинних оболонок фітопатогенів лектинами рослин (Belava et al., 2009). Як наслідки такого сигналіngu в клітині відбуваються зміни в експресії генів; зокрема, показано активацію експресії генів лектинів, синтез *de novo* та накопичення відповідних мРНК, а також пригнічення експресії генів і суттєве падіння рівня мРНК дефензинів на початкових етапах патогенезу (Belava et al., 2010).

Метою нашої роботи було дослідити зміни морфометричних параметрів та лектинової активності (ЛА) різних клітинних фракцій проростків озимої пшениці за обробки наночастинками Ag і Cu та інфікування *Oculimacula yallundae* для оцінки індукції стійкості до патогена.

Матеріали та методи

Матеріалом дослідження були два різних за стійкістю до *Oculimacula yallundae* сорти озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.): сприйнятливий сорт вітчизняної селекції 'Миرونівська 808' і відносно стійкий зарубіжної селекції 'Renan', який містить ген *Pch1* — один із відомих генів стійкості до гриба (Liatukas, Ruzgas, 2008). Таку модель широко використовують у фітопатологічних дослідженнях.

Простерилізоване насіння пшениці обох сортів замочували у колоїдних розчинах наночастинок Ag і Cu (1 частина колоїдного розчину наночастинок : 100 частин води — концентрація, рекомендована виробником) упродовж 4 год, потім відмивали дистильованою водою і поміщали на добу в термостат за температури 25 °C. Контролем було насіння, замочене у дистильованій воді.

Колоїдні розчини наночастинок біогенних металів Ag і Cu отримали шляхом диспергування гранул відповідних металів імпульсами електричного струму з амплітудою 100–2000 А у воді (Lopatko et al., 2009). Максимальний розмір наночастинок не перевищував 100 нм. Вміст наночастинок у колоїдних розчинах становив: Ag+Ag₂O — 0,75 мг/л, Cu — 0,37 мг/л. Препарати були надані кафедрою технології

конструкційних матеріалів і матеріалознавства Національного університету біоресурсів і природокористування України.

Проростки (по 100 одиниць) вирощували в хімічно-нейтральних контейнерах (9 × 8 × 8 см) на 4/5 висоти наповнених кварцовим піском (марка ВС-050-2 за ГОСТ 22551–77, фракція № 4) в лабораторних умовах за 16-годинного фотоперіоду, інтенсивності освітлення 2–3 клк, температури повітря 25/20 °C (день/ніч) та вологості повітря 60%. Постійну вологість субстрату (70%) підтримували додатковим внесенням живильного середовища Хогланда-Арнона (Hoagland, Arnon, 1950).

7-добові проростки пшениці інфікували суспензією конідій (титр 5–7 × 10⁴ КУО/см³) високовірулентного штаму 543 7/1 *O. yallundae* (Belava et al., 2009), наданого лабораторією імунітету сільськогосподарських рослин до хвороб Інституту захисту рослин НААН України.

Вимірювання досліджуваних показників проводили через 24, 48, 72, 96 та 120 год після інфікування.

Площу листової пластинки першого справжнього листка визначали за формулою (Anikeev, Kutuzov, 1961):

$$S = 2/3 \times R \times x,$$

де S — площа листової пластинки, см²; R — ширина листка біля основи, см; x — довжина листка, см.

Індекс толерантності (ІТ, %) вираховували за співвідношенням довжини (маси) надземної та підземної частин проростків дослідного і контрольного варіантів (Wilkins, 1978):

$$ІТ = \frac{\text{довжина (маса) надземної (підземної) частини дослідного}}{\text{довжина (маса) надземної (підземної) частини контролю}} \times 100\%$$

Активність лектиноподібних білків визначали у двох фракціях: клітинних стінок (КС) та клітинних органел (КО). Лектиноподібні білки виділяли за стандартним методом з нашими модифікаціями (замінили фільтрування через паперовий фільтр на центрифугування) (Pysmenpa et al., 2014).

Лектинову активність визначали методом ратусеритроаглютинації (Pogorila et al., 2002) та розраховували як значення, обернене до мінімальної концентрації білка, що спричинила аглютинацію еритроцитів щура.

Вміст загального білка визначали за методом Бредфорда (Bradford, 1976).

Біологічна повторність дослідів 3-разова, аналітична — 9-разова. В роботі представлені середні дані, відмінності між варіантами дослідів вважали вірогідними при рівні значимості $P \leq 0,05$ за критерієм Стюдента (програмний пакет Microsoft Excel).

Результати та обговорення

Інформативним маркером фізіологічного стану рослин є їхній ріст, тому гальмування або прискорення росту є ознакою стресового стану. Реакцію проростків пшениці двох досліджуваних сортів на дію наночастинок Ag і Cu та інфікування суспензією конідій *O. yallundae*, а також на сумісну дію наночастинок цих металів із збудником очкової плямистості, оцінювали за зміною приросту довжини та маси пагонів і коренів і виражали як ІТ. Індекс толерантності коливався впродовж дослідження в усіх варіантах дослідів (табл. 1).

У проростків пшениці сорту 'Миронівська 808' упродовж перших двох діб спостерігали зменшення приросту листків відносно контролю, що підтверджують значення ІТ за довжиною і масою. Це свідчить про негативний вплив досліджуваних чинників на ріст листків у проростків цього сорту. Проте, на 120-ту годину значення ІТ становило близько 100%, що може бути результатом вмикання адаптивних механізмів у рослині на дію наночастинок металів (Ag або Cu) і/або збудника очкової плямистості.

Ростова реакція коренів проростків сорту 'Миронівська 808' на дію досліджуваних чинників дещо відрізнялася. Спостерігали поступову стимуляцію росту коренів. На 120-ту годину дослідів довжина коренів зростала на 32, 21 і 19% за обробки наночастинами Ag і Cu та інокуляції *O. yallundae* відповідно. Сумісна дія інфікування та наночастинок металів спричиняла зростання ІТ на 46% за обробки Ag і на 25% за обробки Cu. Маса коренів проростків 'Миронівська 808' у разі використання наночастинок Ag або Cu була на рівні контролю, тоді як інокуляція суспензією конідій *O. yallundae* спричиняла зниження маси на 26% відносно контролю. Таким чином, одночасно з видовженням коренів, за інфікування відмічено зниження їхньої маси, що може бути наслідком синтезу патогеном ауксиноподібних регуляторів росту рослин, які можуть індукувати саме такий ріст.

У проростків пшениці 'Renan' виявлений на 24-ту годину ріст-стимулюючий вплив усіх досліджуваних чинників на листки поступово нівелювався і на 120-ту годину значення ІТ становило близько 100%; відповідно, суттєвий вплив не виявлений. Проте через 120 год передпосівна обробка наночастинами Ag спричиняла зростання маси листків на 25%, а інокуляція суспензією конідій гриба — на 17% відносно контролю. Такі зміни показників ростових процесів підтверджують короточасний стимулюючий вплив гриба на тканини рослини-хазяїна з метою залучення/накопичення біомаси для підготовки до репродуктивного періоду (Rapunuta et al., 2018). У проростків пшениці цього сорту спостерігали пригнічення росту коренів на 11% за обробки наночастинами Cu, тоді як за обробки наночастинами Ag або інокуляції суспензією конідій гриба статистично достовірних змін не виявили. Маса коренів проростків пшениці 'Renan' у разі використання наночастинок Ag або Cu була на рівні контролю, а інфікування стимулювало зростання цього показника на 69% у порівнянні з контролем.

За сумісної дії наночастинок металів (Ag або Cu) і збудника очкової плямистості відмічено сортоспецифічний вплив на ріст проростків пшениці досліджуваних сортів. Значення ІТ проростків 'Renan' на 120-ту годину було наближене до 100%, тоді як для проростків 'Миронівська 808' виявлено зростання цього показника. Це свідчить про індукцію наночастинами і Ag, і Cu (у разі передпосівної обробки насіння) захисних реакцій у проростків пшениці досліджуваних сортів. Слід зазначити, що у проростків 'Renan' за сумісної дії наночастинок металів і патогена значення індексу ІТ нижчі, ніж у проростків сприйнятливих сортів 'Миронівська 808'. При цьому значення ІТ відрізнялися залежно від органу: ІТ за довжиною був суттєво більшим у коренях (з 48-ї години), а ІТ за масою — в листках (з 72-ї години). Таким чином, сумісний вплив інфікування та наночастинок спричинював не тільки сортоспецифічні, а й органоспецифічні відповіді рослинного організму.

Важливе значення для росту рослин і реалізації генетично-детермінованого потенціалу продуктивності має площа поверхні основного органу фотосинтезу — листка.

Згідно з результатами, представленими в табл. 2, передпосівна обробка насіння пшениці

Таблиця 1. Індекс толерантності різних частин проростків озимої пшениці, інфікованих *Oculimacula yallundae*, за обробки наночастинками Ag і Cu *Table 1. Tolerance index of various parts of winter wheat seedlings infected with *Oculimacula yallundae* and under the action of Ag and Cu nanoparticles *

Індекс толерантності за довжиною, %										
Варіант	Листки					Корені				
	24 год	48 год	72 год	96 год	120 год	24 год	48 год	72 год	96 год	120 год
'Миронівська 808'										
Д/К	83	102	107	93	97	84	99	118	94	119
К+Ag/К	97 [#]	92 [#]	115 [#]	108 [#]	95	99 [#]	95	127 [#]	106 [#]	132 [#]
К+Cu/К	98 [#]	90 [#]	109	94	99	99 [#]	104 [#]	105 [#]	87 [#]	122
Д+Ag/К	92 [#]	102	100 [#]	100 [#]	107 [#]	89 [#]	117 [#]	112 [#]	116 [#]	146 [#]
Д+Cu/К	98 [#]	101	113 [#]	106 [#]	104 [#]	90 [#]	118 [#]	135 [#]	119 [#]	125 [#]
'Renan'										
Д/К	109	105	110	95	95	90	105	88	96	100
К+Ag/К	107	104	108	96	96	106 [#]	99 [#]	114 [#]	95	99
К+Cu/К	116 [#]	106	107	97	98	91	90 [#]	98 [#]	91 [#]	89 [#]
Д+Ag/К	109	106	107	113 [#]	103 [#]	99 [#]	104	94 [#]	85 [#]	104
Д+Cu/К	114 [#]	103	115 [#]	106 [#]	100 [#]	97 [#]	96 [#]	86	95	95 [#]
Індекс толерантності за масою, %										
Варіант	Листки					Корені				
	24 год	48 год	72 год	96 год	120 год	24 год	48 год	72 год	96 год	120 год
'Миронівська 808'										
Д/К	77	85	96	101	100	76	67	91	76	74
К+Ag/К	107 [#]	91 [#]	142 [#]	133 [#]	101	124 [#]	81 [#]	123 [#]	131 [#]	96 [#]
К+Cu/К	94 [#]	78 [#]	124 [#]	107 [#]	106 [#]	104 [#]	68 [#]	102 [#]	99 [#]	104 [#]
Д+Ag/К	81	94 [#]	108 [#]	111 [#]	117 [#]	83 [#]	86 [#]	100 [#]	113 [#]	130 [#]
Д+Cu/К	94 [#]	94 [#]	133 [#]	128 [#]	104	83 [#]	100 [#]	114 [#]	113 [#]	90 [#]
'Renan'										
Д/К	99	115	111	118	117	90	111	104	175	169
К+Ag/К	103 [#]	112	103 [#]	113	89 [#]	102 [#]	112	100	161 [#]	95 [#]
К+Cu/К	107 [#]	103 [#]	100 [#]	90 [#]	96 [#]	113 [#]	96 [#]	95 [#]	133 [#]	100 [#]
Д+Ag/К	107 [#]	117	105 [#]	139 [#]	125 [#]	129 [#]	100 [#]	113 [#]	200 [#]	183 [#]
Д+Cu/К	107 [#]	106 [#]	116	122	90 [#]	114 [#]	89 [#]	100	117 [#]	117 [#]

* Тут і в наступних таблицях позначено: К — контроль, Д — дослід (інфіковані проростки); # позначено статистично значимі відмінності.

досліджуваних сортів наночастинками Ag, інокуляція проростків суспензією конідій *O. yallundae* та сумісна дія наночастинок металів (Ag або Cu) і збудника очкової плямистості спричиняли збільшення площі листової пластинки проростків.

У проростків пшениці 'Миронівська 808' площа листової пластинки порівняно з контролем достовірно збільшувалася за обробки наночастинками Ag (на 72-гу, 96-ту години) та інокуляції суспензією конідій збудника очкової плямистості (на 48-му, 72-гу години), тоді як у разі використання наночастинок Cu достовірної різниці не виявлено. Сумісна дія наночастинок

металів і патогена на 120-ту годину сприяла збільшенню площі листової пластинки на 20,5% за обробки Ag і 17,0% за обробки Cu порівняно з контролем, отриманим із насіння, не обробленого наночастинками.

Для проростків пшениці 'Renan' статистично достовірні зміни площі листової пластинки виявлені за інокуляції збудником очкової плямистості на 24-ту і 96-ту години (на 17,0 та 16,8% відповідно). За обробки наночастинками Ag статистично достовірні зміни зареєстровано на 72-гу годину (зростання на 13,2%). За обробки наночастинками Cu статистично

Таблиця 2. Площа листової пластинки першого справжнього листка проростків озимої пшениці за інфікування *Oculimacula yallundae* та дії наночастинок Ag і CuTable 2. Leaf area of the first true leaf of winter wheat seedlings infected with *Oculimacula yallundae* and under the action of Ag and Cu nanoparticles

Варіант	Площа листової пластинки, см ²				
	24 год	48 год	72 год	96 год	120 год
'Миронівська 808'					
К	3,63±0,17	4,14±0,11	4,42±0,13	4,68±0,15	5,22±0,16
К+Ag	3,82±0,14	4,02±0,17	5,04±0,16 [#]	5,58±0,20 [#]	5,69±0,19
К+Cu	3,49±0,11	4,05±0,10	4,27±0,17	4,74±0,19	5,14±0,20
Д	3,29±0,18	3,76±0,12 [#]	3,76±0,11 [#]	4,92±0,18	5,68±0,20
Д+Ag	3,79±0,08	4,08±0,15	4,22±0,19	5,27±0,23 [#]	6,29±0,24 [#]
Д+Cu	4,04±0,16	4,06±0,12	4,76±0,22	5,58±0,22 [#]	6,11±0,20 [#]
'Renan'					
К	2,83±0,10	3,57±0,13	3,65±0,15	3,89±0,17	4,27±0,15
К+Ag	2,97±0,11	3,92±0,18	4,13±0,15 [#]	4,17±0,16	4,47±0,21
К+Cu	2,94±0,14	3,93±0,16	4,03±0,15	4,05±0,14	4,37±0,17
Д	3,31±0,15 [#]	3,88±0,15	3,97±0,17	4,51±0,19 [#]	4,75±0,21
Д+Ag	3,32±0,15 [#]	4,09±0,18 [#]	4,51±0,19 [#]	5,26±0,18 [#]	5,29±0,22 [#]
Д+Cu	3,37±0,12 [#]	3,69±0,15	3,98±0,15	4,69±0,20 [#]	4,85±0,18 [#]

достовірних змін упродовж експерименту не виявлено. У разі сумісної дії наночастинок металів і патогена ріст-стимулюючий ефект, порівняно з контролем, спостерігався впродовж дослідження і на 120-ту годину був більшим за використання наночастинок Ag (23,9%), ніж наночастинок Cu (13,6%).

Порівняльна оцінка двох різних за стійкістю сортів показала, що площа листової пластинки, а опосередковано і потенційна продуктивність рослин, не змінювалися за дії наночастинок Cu, а за дії наночастинок Ag збільшувалися лише для сорту 'Миронівська 808'. Інфікування проростків пшениці *O. yallundae* викликало збільшення площі листової пластинки у проростків обох сортів. За сумісної дії патогена та наночастинок металів збільшення площі листової пластинки в обох сортів відмічене у разі використання Ag, а захисний вплив Cu проявився тільки для сорту 'Миронівська 808'.

Отримані дані узгоджуються з результатами попередніх наукових досліджень. Так, було показано, що за обробки наночастинок срібла знижуються показники схожості насіння, сповільнюється ріст і приріст сирової ваги коренів та гіпокотилу, зменшується вміст хлорофілів, загального білка та цукрів (Cvjetko et al., 2017; Pittol et al., 2017; Al-Huqail et al., 2018), індукується реактивний окислювальний стрес, інгібуються процеси фотосинтезу (асиміляція CO₂),

знижується продуктивність рослин (Das et al., 2018), знижуються індукований мітотичний індекс і активність антиоксидантної системи, спричинюється окиснювання ДНК (Cvjetko et al., 2017). Загальна токсичність сполук срібла може провокувати зміни морфометричних показників, маси рослини (показано на модельних рослинах м'якої пшениці, сорго та ін.). Найбільший регуляторний ефект спостерігається на початкових етапах розвитку рослин (Matras et al., 2022).

Встановлено, що залежно від дози обробка наночастинок Cu або не позначається на показниках росту й розвитку, або виявляється на пізніших етапах онтогенезу, а саме впливає на якість плодів (індукує накопичення біологічно активних сполук: вітаміну C, лікопіну, фенолів, флавоноїдів) та індукує більшу антиоксидантну здатність, зокрема підвищує активність основних ферментів — каталази і супероксиддисмутази (López-Vargas et al., 2018). Зазначається, що з досліджених однодольних рослин пшениця є набагато менш чутливою до присутності наночастинок міді порівняно з рисом або кукурудзою, і результат залежить від способу внесення наночастинок і балансу показників концентрації та умов вирощування (Feigl, 2023). Низькі концентрації наночастинок підвищували показники росту і продуктивності (Yasmeen et al., 2018; Badawy et al., 2021), більш високі концентрації часто гальмують ріст рослин пшениці

(Dimkpa et al., 2012; Kacziba et al., 2023). Таким чином, як і в нашому досліді, для різних сортів пшениці (і залежно від умов обробки і вирощування) показано, що одна й та сама доза наночастинок Cu може ініціювати стимулюючі або інгібуючі процеси.

Важливим показником життєздатності рослин є вміст білка. Флуктуації рівня білка впродовж росту свідчать про його синтез *de novo* (Raikhel et al., 1984). Зміни умов навколишнього середовища, внесення добрив, обробка регуляторами росту, пестицидами, дія біотичних та абіотичних чинників впливають на кількісний вміст білка і спричиняють значні коливання цього показника. Тому зміни вмісту загального білка за патогенезу є складовою комплексу захисних реакцій рослинного організму (Ferreira et al., 2007; Dos Santos, Franco, 2023).

У контролі та за інфікування вміст загального білка у фракціях КС і КО у листках і коренях проростків 'Renan' був нижчим, ніж у проростків 'Миронівська 808' (табл. 3).

Передпосівна обробка наночастинками Ag і Cu не спричиняла достовірних змін у вмісті білка в обох клітинних фракціях проростків досліджуваних сортів.

За сумісної дії наночастинок металів (Ag або Cu) і збудника очкової плямистості зміни вмісту білка в більшості дослідних варіантів були на рівні похибки, і будь-якої залежності не простежувалось.

Визначення лектинової активності проростків пшениці різних за стійкістю до збудника очкової плямистості сортів у контрольному варіанті показало, що у проростків сорту 'Миронівська 808' лектинова активність фракції клітинних стінок і фракції клітинних органел була вищою у коренях (рис. 1А, 1С, 2А, 2С). Подібну тенденцію спостерігали у проростків сорту 'Renan' для лектинової активності фракції клітинних органел (рис. 2В, 2D), а лектинова активність фракції клітинних стінок у коренях була вищою впродовж перших 48 год (рис. 1В, 1D). Отримані результати узгоджуються з даними Raikhel et al. (1984), згідно з якими у коренях міститься більша кількість лектинів, ніж у стеблах і листках.

Порівняння лектинової активності різних клітинних фракцій проростків пшениці, відмінних за чутливістю/сприйнятливостю до збудника очкової плямистості сортів, показало, що

проростки досліджуваних сортів відрізнялися за величиною лектинової активності в коренях і листках. Лектинова активність обох фракцій у коренях була вищою у сорту 'Миронівська 808', а у листках — у 'Renan'.

Інокуляція суспензією конідій збудника очкової плямистості спричиняла підвищення лектинової активності різних клітинних фракцій і в коренях, і в листках проростків пшениці обох сортів (див. рис. 1, 2).

Лектинова активність фракції КС збільшувалася порівняно з контролем у проростків пшениці обох сортів. Максимальні значення лектинової активності у проростків сорту 'Миронівська 808' зафіксовані через 24 год ($152,17 \text{ (мкг/мл)}^{-1}$ у листках і $200,74 \text{ (мкг/мл)}^{-1}$ у коренях), а у проростків 'Renan' — через 48 год ($450,52 \text{ (мкг/мл)}^{-1}$ у листках і $302,22 \text{ (мкг/мл)}^{-1}$ у коренях). Динаміка лектинової активності фракції КС була фазною і відрізнялася в різних органах проростків пшениці дослідних сортів. У проростків сорту 'Миронівська 808' лектинова активність фракції КС у листках мала три піки: через 24, 72 і 120 год, а у коренях — два: через 24 і 96 год. У проростків 'Renan' лектинова активність фракції КС у листках і коренях мала два піки — через 48 і 120 год та через 48 і 96 год відповідно.

Лектинова активність фракції КО сильніше зростала у листках і коренях проростків сорту 'Миронівська 808' (у 1,5–3,7 раза порівняно з контролем), ніж у проростків 'Renan' (у 1,4–2,6 раза порівняно з контролем). Зміна лектинової активності фракції КО також мала фазний характер: перший пік спостерігали через 48 год (за винятком листків проростків 'Renan' з піком через 24 год), а другий — через 96 год.

На початкових етапах взаємодії рослина-живитель і патоген відбувається міжклітинне розпізнавання, в якому беруть участь лектини та лектиноподібні білки КС. У проростках 'Renan' лектинова активність, а отже опосередковано і вміст лектиноподібних білків, є більшими у фракції КС, що, ймовірно, забезпечує його вищу стійкість до патогена, ніж сорту 'Миронівська 808', у якого лектинова активність вища у фракції КО. Таким чином, захисні механізми у сприйнятливого сорту 'Миронівська 808' активувалися пізніше, вже безпосередньо в клітині, на відміну від стійкого сорту 'Renan', у якого ці механізми запускалися ще на рівні клітинної стінки. Можливо, супресори гриба пригнічували лектинову

активність фракцій КС у проростків пшениці сорту 'Миронівська 808', на відміну від 'Renan'.

Передпосівна обробка наночастинками Ag і Cu підвищувала лектинову активність у більшості варіантів, але зростання лектинової активності було меншим, ніж за інокуляції суспензією конідій збудника очкової плямистості.

За передпосівної обробки наночастинками Ag і Cu максимальна лектинова активність фракції КС у листках проростків пшениці 'Миронівська 808' була через 24 год. Одночасно вона була більшою за лектинову активність необроблених проростків. У подальшому вона знижувалася і через 120 год була нижчою, ніж у контролі.

За обробки наночастинками Ag лектинова активність фракції КС у коренях проростків пшениці 'Миронівська 808' була нижчою (24–96 год) або на рівні контролю, а за обробки наночастинками Cu — вищою, ніж у контролі, за винятком 48 год.

Максимальна лектинова активність фракції КС у листках проростків пшениці 'Renan' за обробки наночастинками Ag через 24 год була вищою за контроль, а згодом — на рівні (48 і 96 год) або нижчою (72 і 120 год) за контроль. За обробки наночастинками Cu лектинова активність фракції КС була нижчою за контроль упродовж всього експерименту.

Лектинова активність фракції КС у коренях проростків 'Renan' за дії наночастинок Ag була вищою, за винятком 96 год, а за дії наночастинок Cu — нижчою за контроль, за винятком 72 год.

Лектинова активність фракції КО у листках проростків пшениці 'Миронівська 808' за обробки наночастинками металів була вищою порівняно з контролем у 1,1–5,6 раза за використання Ag (за винятком 72 год) і у 1,2–1,7 раза за використання Cu. Зазначимо також, що через 96 год лектинова активність фракції КО за обробки наночастинками Ag була вищою у 1,5 раза, ніж за інфікування. У разі обробки наночастинками Ag спостерігали два піки лектинової активності — через 48 і 96 год, тоді як за обробки наночастинками Cu — лише один пік, через 48 год.

У коренях проростків пшениці 'Миронівська 808' лектинова активність фракції КО за обробки наночастинками Ag через 24, 48 і 96 год була нижчою за контроль, а через 72 і 120 год — вищою. У разі обробки наночастинками

Cu лектинова активність фракції КО була вищою або на рівні (48 год) контролю. За обробки наночастинками металів у коренях проростків 'Миронівська 808' спостерігали один пік (96 год) лектинової активності фракції КО.

За сумісної дії наночастинок металів і збудника очкової плямистості лектинова активність фракції КС у проростків пшениці обох сортів була вищою, ніж у неінфікованих, але оброблених проростків.

Дія Cu викликала більший ефект, ніж Ag для сорту 'Миронівська 808'. Лектинова активність фракції КС інфікованих проростків пшениці 'Миронівська 808' із необробленого насіння була вищою в 1,3–2,2 раза за дії Ag і в 1,2–2,6 раза за дії Cu, ніж за сумісного впливу. Проте, у 'Renan' лектинова активність інфікованих проростків із необробленого наночастинками насіння була вищою або на рівні лектинової активності інфікованих проростків із насіння, обробленого наночастинками Cu, у 1,4–5,9 раза.

Динаміка лектинової активності фракції КС була фазною і відрізнялася у сортів: у проростків 'Миронівська 808' піки спостерігали через 24 і 96 год, а у проростків 'Renan' — 48 і 96 год.

У коренях інфікованих проростків пшениці обох сортів із обробленого наночастинками насіння динаміка лектинової активності фракції КС була подібна до такої в листках.

Отже, обробка насіння наночастинками Ag і Cu сприяла підвищенню лектинової активності фракції КС проростків пшениці обох сортів. Підвищення лектинової активності може бути пов'язане з тим, що клітинна стінка є першим бар'єром, який взаємодіє з екзогенним стресором, а лектини й лектиноподібні білки клітинної стінки беруть участь у сприйнятті та передачі зовнішнього сигналу в різні компартменти клітини.

За інфікування проростків, отриманих із насіння, обробленого наночастинками металів, лектинова активність фракції КО у листках була вищою, ніж у неінфікованих проростків із обробленого наночастинками насіння у сорту 'Миронівська 808' в 1,6–2,8 раза за дії Ag і 1,1–2,3 раза за дії Cu, а у 'Renan' — в 1,4–2,9 раза за дії Ag і в 1,9–3,8 раза за дії Cu. Отже, нами було виявлено, що у листках проростків обох сортів за сумісної дії наночастинок і патогена лектинова активність фракції КО була вищою, ніж за інфікування без обробки наночастинками.

Таблиця 3. Вміст загального білка (мг/г маси сирої речовини) різних клітинних фракцій проростків озимої пшениці за інфікування *Oculimacula yallundae* і дії наночастинок Ag та Cu
 Table 3. Total protein content (mg/g fresh weight) of various cell fractions infected with *Oculimacula yallundae* and under the action of Ag and Cu nanoparticles

Фракція клітинних стінок									
Варіант	Листки				Корені				
	24 год	48 год	72 год	96 год	120 год	24 год	48 год	72 год	120 год
'Миронівська 808'									
K	0,38±0,017	0,44±0,015	0,32±0,012	0,23±0,010	0,21±0,009	0,28±0,008	0,28±0,008	0,23±0,006	0,11±0,004
Д	0,42±0,016 [#]	0,38±0,015 [#]	0,22±0,010 [#]	0,24±0,010 [#]	0,19±0,007 [#]	0,27±0,013	0,17±0,007 [#]	0,24±0,009 [#]	0,16±0,007 [#]
K+Ag	0,37±0,013 [#]	0,36±0,014 [#]	0,29±0,013 [#]	0,32±0,013 [#]	0,31±0,014 [#]	0,31±0,012 [#]	0,29±0,011 [#]	0,31±0,012 [#]	0,16±0,006 [#]
K+Cu	0,31±0,013 [#]	0,34±0,016 [#]	0,35±0,011 [#]	0,30±0,013 [#]	0,29±0,011 [#]	0,19±0,007 [#]	0,27±0,010 [#]	0,19±0,007 [#]	0,12±0,004 [#]
Д+Ag	0,43±0,018 [#]	0,47±0,017 [#]	0,37±0,015 [#]	0,30±0,012 [#]	0,21±0,009	0,36±0,015 [#]	0,33±0,010 [#]	0,26±0,011 [#]	0,20±0,007 [#]
Д+Cu	0,28±0,011 [#]	0,43±0,018	0,32±0,012	0,29±0,013 [#]	0,25±0,010 [#]	0,23±0,010 [#]	0,19±0,006 [#]	0,20±0,006 [#]	0,16±0,007 [#]
'Renan'									
K	0,33±0,013	0,28±0,011	0,32±0,010	0,18±0,006	0,34±0,014	0,23±0,010	0,22±0,008	0,25±0,010	0,19±0,005
Д	0,42±0,020 [#]	0,28±0,011	0,32±0,013	0,27±0,009 [#]	0,37±0,010	0,18±0,006 [#]	0,21±0,009	0,20±0,009 [#]	0,15±0,004 [#]
K+Ag	0,21±0,010 [#]	0,28±0,010	0,30±0,011 [#]	0,18±0,008	0,24±0,010 [#]	0,22±0,009	0,22±0,010	0,17±0,003 [#]	0,36±0,012 [#]
K+Cu	0,36±0,015	0,24±0,010 [#]	0,22±0,007 [#]	0,35±0,014 [#]	0,33±0,012	0,24±0,009	0,20±0,006	0,18±0,005 [#]	0,21±0,010
Д+Ag	0,16±0,006 [#]	0,20±0,007 [#]	0,29±0,010 [#]	0,23±0,010 [#]	0,24±0,009 [#]	0,20±0,007	0,20±0,006 [#]	0,18±0,007 [#]	0,33±0,012 [#]
Д+Cu	0,32±0,013	0,26±0,009 [#]	0,29±0,008	0,38±0,015 [#]	0,27±0,013 [#]	0,21±0,010 [#]	0,20±0,005	0,19±0,006 [#]	0,19±0,008
Фракція клітинних органел									
Варіант	Листки				Корені				
	24 год	48 год	72 год	96 год	120 год	24 год	48 год	72 год	120 год
'Миронівська 808'									
K	0,59±0,022	0,43±0,019	0,50±0,016	0,49±0,018	0,69±0,021	0,22±0,009	0,17±0,007	0,21±0,009	0,24±0,010
Д	0,58±0,020	0,51±0,017 [#]	0,67±0,021 [#]	0,53±0,019	0,83±0,031 [#]	0,26±0,010 [#]	0,13±0,004 [#]	0,15±0,003 [#]	0,21±0,007 [#]
K+Ag	0,44±0,019 [#]	0,77±0,023 [#]	0,61±0,026 [#]	0,35±0,011 [#]	0,67±0,010	0,25±0,012	0,20±0,006 [#]	0,20±0,007	0,17±0,005 [#]
K+Cu	0,42±0,015 [#]	0,70±0,027 [#]	0,51±0,021	0,51±0,019	0,45±0,020 [#]	0,20±0,007	0,17±0,008	0,16±0,002 [#]	0,15±0,003 [#]
Д+Ag	0,49±0,022 [#]	0,55±0,020 [#]	0,51±0,019	0,43±0,016	0,49±0,017 [#]	0,18±0,008 [#]	0,17±0,003	0,16±0,004 [#]	0,17±0,006 [#]
Д+Cu	0,33±0,014 [#]	0,69±0,025 [#]	0,45±0,021 [#]	0,57±0,023 [#]	0,35±0,014 [#]	0,21±0,010	0,09±0,004 [#]	0,21±0,007	0,15±0,006 [#]
'Renan'									
K	0,31±0,014	0,43±0,018	0,32±0,011	0,32±0,009	0,50±0,020	0,22±0,008	0,11±0,003	0,22±0,010	0,13±0,006
Д	0,30±0,007	0,38±0,016	0,45±0,019 [#]	0,32±0,014	0,24±0,010 [#]	0,22±0,009	0,14±0,005 [#]	0,31±0,011 [#]	0,10±0,004 [#]
K+Ag	0,38±0,019 [#]	0,65±0,022 [#]	0,31±0,012	0,35±0,015 [#]	0,24±0,009 [#]	0,34±0,010 [#]	0,30±0,009 [#]	0,38±0,016 [#]	0,22±0,008 [#]
K+Cu	0,32±0,012	0,62±0,027 [#]	0,30±0,011 [#]	0,29±0,011	0,39±0,015 [#]	0,30±0,009 [#]	0,17±0,008 [#]	0,19±0,009 [#]	0,17±0,003 [#]
Д+Ag	0,37±0,010 [#]	0,47±0,019	0,43±0,015 [#]	0,30±0,011 [#]	0,23±0,010 [#]	0,22±0,008	0,24±0,010 [#]	0,27±0,011 [#]	0,14±0,004
Д+Cu	0,31±0,012	0,33±0,009 [#]	0,32±0,014	0,28±0,010 [#]	0,28±0,011 [#]	0,23±0,009	0,24±0,010 [#]	0,23±0,008	0,26±0,011 [#]

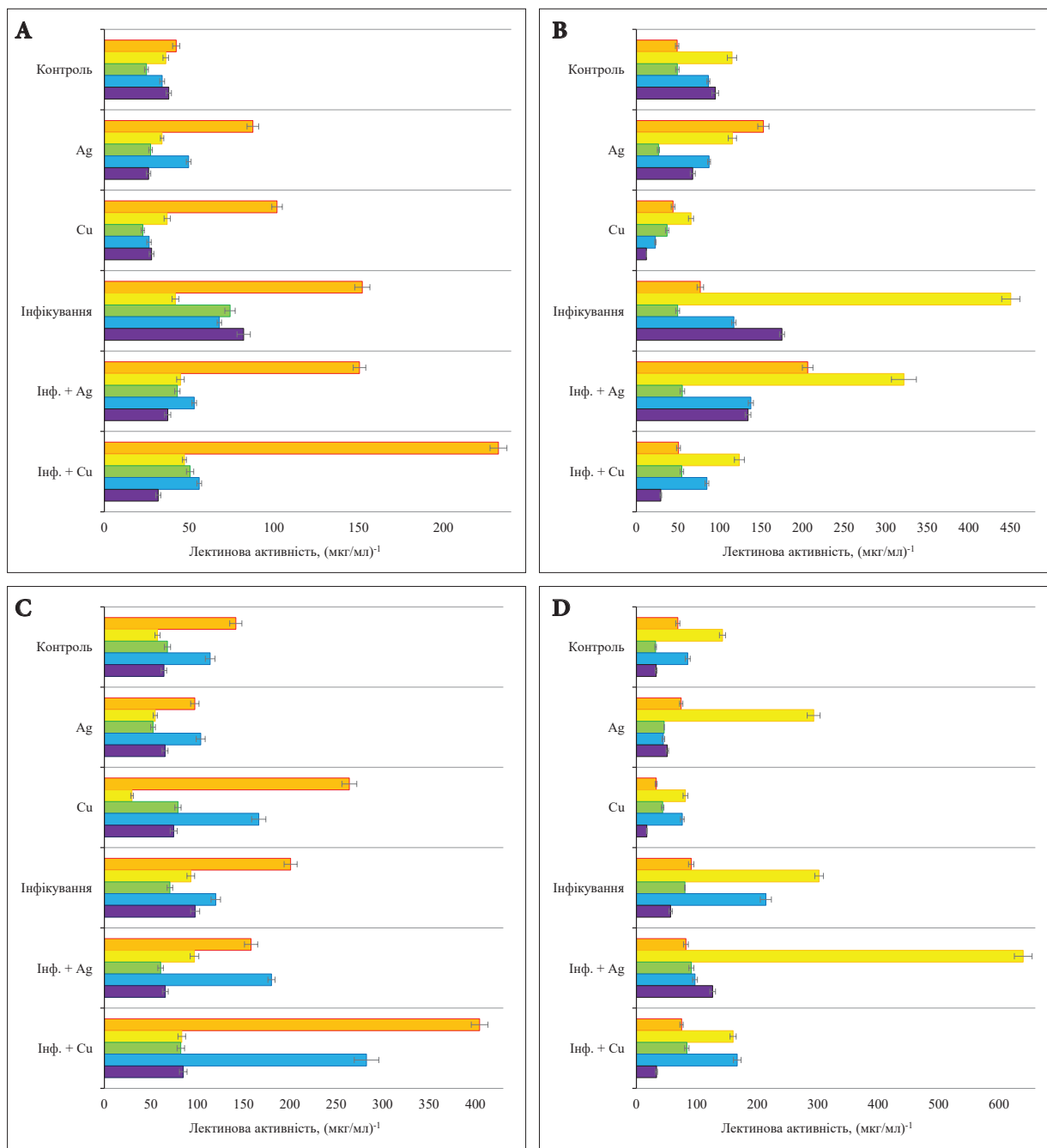
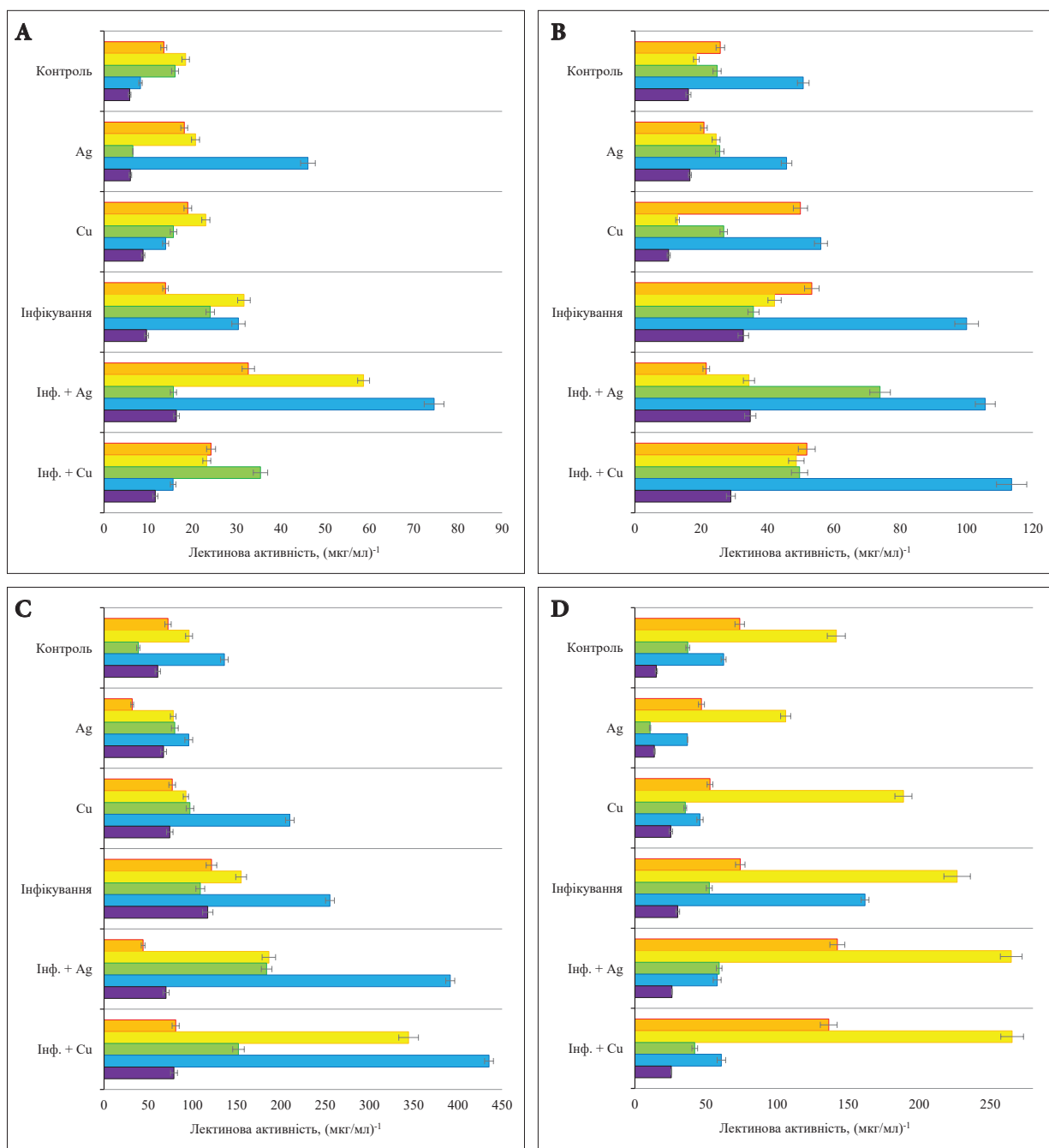


Рис. 1. Лектинова активність фракції клітинних стінок проростків різних сортів *Triticum aestivum* за інфікування *Oculimacula yallundae* та дії наночастинок Ag і Cu. А: 'Миронівська 808' (надземна частина); В: 'Renan' (надземна частина); С: 'Миронівська 808' (підземна частина); D: 'Renan' (підземна частина)

Fig. 1. Lectin activity of cell walls of winter wheat seedlings infected with *Oculimacula yallundae* and under the action of Ag and Cu nanoparticles. A: 'Myronivska 808' (shoot); B: 'Renan' (shoot); C: 'Myronivska 808' (root); D: 'Renan' (root)



За інфікування проростків, отриманих із насіння обробленого наночастинками металів, лектинова активність фракції КО у коренях була на рівні або вищою, ніж у неінфікованих проростків із обробленого наночастинками насіння: у сорту 'Миронівська 808' в 1,4–4,0 раза за дії Ag і в 1,6–3,7 раза за дії Cu, а у 'Renan' — в 1,6–5,6 раза за дії Ag і в 1,2–2,6 раза за дії Cu. Максимальні значення лектинової активності фракцій КО у коренях проростків обох сортів відмічено через 48 і 96 годин.

За даними наших досліджень, динаміка лектинової активності клітинних стінок і органел суттєво відрізняються. Ці відміни характерні не тільки для різних клітинних фракцій, а й для різних частин проростків і різних сортів. Це може бути обумовлено різним функціональним значенням лектиноподібних білків залежно від клітинної та органної локалізації у проростків різних за стійкістю сортів. За результатами наших досліджень можна зробити висновок, що у системі рослина-живитель-патоген реакція-відповідь на дію збудника очкової плямистості більш яскраво виражена у проростків стійкого сорту 'Renan', ніж у сприйнятливого сорту 'Миронівська 808'.

Передпосівна обробка наночастинками Ag і Cu підвищувала лектинову активність досліджуваних клітинних фракцій інфікованих проростків пшениці обох досліджуваних сортів, але більшою мірою у сорту 'Миронівська 808'.

Висновки

Інфікування проростків пшениці різних за чутливістю сортів грибом *O. yallundae* викликало збільшення маси листків і коренів у проростків сорту 'Renan', що обумовлено продукуванням патогеном речовин, які стимулюють ріст рослини-живителя. Високі значення ІТ проростків сорту 'Renan' свідчать про швидше залучення ними лектин-залежних адаптивних процесів порівняно з проростками сорту 'Миронівська 808' для зменшення впливу *O. yallundae*. Передпосівна обробка наночастинками Ag і Cu також виявила позитивний вплив на морфометричні показники проростків обох сортів, про що свідчать значні показники ІТ. Зміни вмісту білка в обох клітинних фракціях (КС і КО) проростків різних за стійкістю сортів пшениці не виявили суттєвих відмінностей показника

за дії наночастинок металів (Ag або Cu) і збудника очкової плямистості. Реакція-відповідь проростків пшениці обох сортів на інфікування *O. yallundae* проявлялася у швидшій зміні лектинової активності фракції КС, найвищі значення якої зафіксовані через 24–48 год після зараження. У фракції КО максимальна лектинова активність за інфікування виявлена пізніше — через 48 та 96 год. За інфікування *O. yallundae* передпосівна обробка наночастинками Ag і Cu сприяла активізації захисних реакцій у проростків пшениці обох досліджуваних сортів, зокрема збільшенню лектинової активності клітинних стінок і органел. У інфікованих проростків пшениці передпосівна обробка наночастинками металів призвела до істотного підвищення лектинової активності, при цьому відмічено фракційну, органозалежну та сортоспецифічну відмінності, а в неінфікованих вплив наночастинок був неоднозначним і змінним у часі.

Отримані результати є основою для подальших досліджень, детального вивчення та використання наночастинок металів для захисту рослин як від біотичних, так і абіотичних чинників.

Подяки

Висловлюємо подяку Інституту захисту рослин НААН України за наданий для дослідження штам гриба. Висловлюємо також подяку д. техн. н. К.Г. Лопатьку, професору кафедри технології конструкційних матеріалів і матеріалознавства Національного університету біоресурсів і природокористування України за люб'язно надані для експерименту колоїдні розчини наночастинок срібла та міді.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Ю.М. Письменна:  <https://orcid.org/0000-0002-0251-0683>
 О.О. Панюта:  <https://orcid.org/0000-0001-9847-8990>
 В.Н. Белава:  <https://orcid.org/0000-0001-7802-4166>
 О.П. Ольхович:  <https://orcid.org/0000-0002-7314-7631>
 Н.Ю. Таран:  <https://orcid.org/0000-0002-8669-5899>

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Al-Huqail A.A., Hatata M.M., Al-Huqail A.A., Ibrahim M.M. 2018. Preparation, characterization of silver phyto nanoparticles and their impact on growth potential of *Lupinus termis* L. seedlings. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 25(2): 313–319. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.08.013>
- Anikeev V.V., Kutuzov F.F. 1961. A new method of determining the leaf surface in cereals. *Fiziologiya Rasteniy*, 8(3): 375–377.
- Badawy A.A., Abdelfattah N.A., Salem S.S., Awad M.F., Fouda A. 2021. Efficacy assessment of biosynthesized copper oxide nanoparticles (CuO-NPs) on stored grain insects and their impacts on morphological and physiological traits of wheat (*Triticum aestivum* L.) plant. *Biology*, 10(3): 233. <https://doi.org/10.3390/biology10030233>
- Belava V.N., Panyuta O.O., Taran N.Yu. 2009. The role of lectins in the protective reactions of plants to phytopathogens. *Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants*, 41(3): 221–234. [Белава В.Н., Панюта О.О., Таран Н.Ю. 2009. Роль лектинів у захисних реакціях рослин до фітопатогенів. *Фізіологія та біохімія культурних рослин*, 41(3): 221–234.]
- Belava V.N., Zeleniy S.B., Panyuta O.O., Taran N.Yu., Pogribniy P.V. 2010. Expression of lectin and defensin genes in Mironovskaya 808 and Roazon wheat cultivars infected with *Pseudocercospora herpotrichoides*. *Biopolymers and Cell*, 26(1): 45–50. <https://doi.org/10.7124/bc.000143>
- Belava V.N., Panyuta O.O., Yakovleva G.M., Pysmenna Y.M., Volkogon M.V. 2017. The effect of silver and copper nanoparticles on the wheat — *Pseudocercospora herpotrichoides* pathosystem. *Nanoscale Research Letters*, 12(1): 250. <https://doi.org/10.1186/s11671-017-2028-6>
- Bradford M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1–2): 248–254. [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
- Chekman I.S. 2009. Nanoparticles: properties and prospects of application. *Ukrainian Biochemical Journal*, 81(1): 122–129. [Чекман І.С. 2009. Наночастинки: властивості та перспективи застосування. *Український біохімічний журнал*, 81(1): 122–129.]
- Cvjetko P., Milošić A., Domijan A.-M., Vinković Vrček I., Tolić S., Peharec Štefanić P., Letofsky-Papst I., Tkalec M., Balen B. 2017. Toxicity of silver ions and differently coated silver nanoparticles in *Allium cepa* roots. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 137: 18–28. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2016.11.009>
- Das P., Barua S., Sarkar S., Chatterjee S.K., Mukherjee S., Goswami L., Das S., Bhattacharya S., Karak N., Bhattacharya S.S. 2018. Mechanism of toxicity and transformation of silver nanoparticles: Inclusive assessment in earthworm-microbe-soil-plant system. *Geoderma*, 314: 73–84. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.11.008>
- Dimkpa C.O., McLean J.E., Latta D.E., Manangón E., Britt D.W., Johnson W.P., Anderson A.J. 2012. CuO and ZnO nanoparticles: phytotoxicity, metal speciation, and induction of oxidative stress in sand-grown wheat. *Journal of Nanoparticle Research*, 14: 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11051-012-1125-9>
- Dos Santos C., Franco O.L. 2023. Pathogenesis-related proteins (PRs) with enzyme activity activating plant defense responses. *Plants*, 12(11): 2226. <https://doi.org/10.3390/plants12112226>
- Dzumabaev P. 1963. Eyespot of cereals. *Plant Protection*, 9: 55–56. [Джумабаєв П. 1963. Очкова плямистість злаків. *Захист рослин*, 9: 55–56.]
- Feigl G. 2023. The impact of copper oxide nanoparticles on plant growth: a comprehensive review. *Journal of Plant Interactions*, 18(1): 2243098. <https://doi.org/10.1080/17429145.2023.2243098>
- Ferreira R.B., Monteiro S., Freitas R., Santos C.N., Chen Z., Batista L.M., Duarte J., Borges A., Teixeira A.R. 2007. The role of plant defence proteins in fungal pathogenesis. *Molecular Plant Pathology*, 8(5): 677–700. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2007.00419.x>
- Hoagland D.R., Arnon D.I. 1950. *The water-culture method for growing plants without soil*. California, Berkeley: University of California, College of Agriculture, Agricultural Experiment Station, 32 pp.
- Hwang I.S., Hwang B.K. 2011. The pepper mannose-binding lectin gene CaMBL1 is required to regulate cell death and defense responses to microbial pathogens. *Plant Physiology*, 155(1): 447–463. <https://doi.org/10.1104/pp.110.164848>
- Kacziba B., Szierer Á., Mészáros E., Rónavári A., Kónya Z., Feigl G. 2023. Exploration the homeostasis of signaling molecules in monocotyledonous crops with different CuO nanoparticle tolerance. *Plant Stress*, 7: 100145. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100145>
- Kim N.H., Lee D.H., Choi D.S., Hwang B.K. 2015. The pepper GNA-related lectin and PAN domain protein gene, CaGLP1, is required for plant cell death and defense signaling during bacterial infection. *Plant Science*, 241: 307–315. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.07.003>
- Konozy E.H.E., Osman M.E.M., Dirar A.I., Gharthey-Kwansah G. 2022. Plant lectins: A new antimicrobial frontier. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 155: 113735. <https://doi.org/10.1016/j.biopha.2022.113735>
- Kravchenko N.O., Kopylov E.P., Golovach O.V., Dmytruk O.M. 2014. Assessment of pathogenicity of the soil fungus *Trichoderma viride* 505. *Agricultural Microbiology*, 20: 23–28. [Кравченко Н. О., Копилов Є. П., Головач О. В., Дмитрук О. М. 2014. Оцінка патогенності ґрунтового гриба *Trichoderma viride* 505. *Сільськогосподарська мікробіологія*, 20: 23–28.] <https://doi.org/10.35868/1997-3004.20.23-28>
- Kryuchkova L.O. 2007. *Diseases of winter wheat caused by necrotrophic fungal pathogens and methods for their diagnostics*. Dr. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, National Agrarian University, 50 pp. [Крючкова Л.О. 2007. *Хвороби озимої пшениці*,

- які спричиняються некротрофними грибними патогенами, та методи їх діагностики. Автореф. дис. док. біол. наук: 06.01.11 — "Фітопатологія". Київ, Національний аграрний університет, 50 с.]
- Kryuchkova L.O. 2013. Micromycetes associated with wheat diseases in different regions of Ukraine. *Microbiological Journal*, 75(4): 59–68. [Крючкова Л.О. 2013. Мікроміцети з ураженої хворобами пшениці у різних регіонах України. *Мікробіологічний журнал*, 75(4): 59–68.]
- Lacko-Bartosova M., Korczyk-Szabo J., Razny R. 2010. *Triticum spelta* — a specialty grain for ecological farming systems. *Research Journal of Agricultural Science*, 42(1): 143–147.
- Liatukas Ž., Ruzgas V. 2008. Resistance of Lithuanian winter wheat breeding material to eyespot. *Zemdirbyste-Agriculture*, 95(3): 336–343.
- Lopatko K.H. 2012. The use of biological properties of metal nanoparticles in the cultivation of cereals. *Scientific Bulletin of the National University of Bioresources and Nature Management of Ukraine. Series: Technology and energy of agricultural industry*, 170(1): 193–203. [Лопатко К.Г. 2012. Використання біологічних властивостей наночастинок металів, при вирощуванні зернових. *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія: Техніка та енергетика АПК*, 170 (1): 193–203.]
- Lopatko K.H., Aftandilants E.H., Kalenska S.M., Tonkha O.L. 2009. *Method for obtaining a non-ionic colloidal solution of metals*. Patent for invention 38459 of 12.01.09. [Лопатко К.Г., Афтанділянц Є.Г., Каленська С.М., Тонха О.Л. 2009. *Спосіб отримання неіонного колоїдного розчину металів*. Патент на винахід № 38459 від 12.01.09.]
- López-Vargas E.R., Ortega-Ortiz H., Cadenas-Pliego G., De Alba Romenus K., Cabrera de la Fuente M., Benavides-Mendoza A., Juárez-Maldonado A. 2018. Foliar application of copper nanoparticles increases the fruit quality and the content of bioactive compounds in tomatoes. *Applied Sciences*, 8(7): 1020. <https://doi.org/10.3390/app8071020>
- Mamenko P.M. 2014. Functions of plant lectins under abiotic and biotic stresses. *Plant Physiology and Genetics*, 46(2): 95–107.
- Mansoor S., Zahoor I., Baba T.R., Padder S.A., Bhat Z.A., Koul A.M., Jiang L. 2021. Fabrication of silver nanoparticles against fungal pathogens. *Frontiers in Nanotechnology*, 3: 679358. <https://doi.org/10.3389/fnano.2021.679358>
- Masarovičová E., Kráľová K. 2013. Metal nanoparticles and plants/ Nanocząstki metaliczne i rośliny. *Ecological Chemistry and Engineering S*, 20(1): 9–22. <https://doi.org/10.2478/eces-2013-0001>
- Matras E., Gorczyca A., Pocięcha E., Przemieniecki S.W., Oćwieja M. 2022. Phytotoxicity of silver nanoparticles with different surface properties on monocots and dicots model plants. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 22: 1647–1664. <https://doi.org/10.1007/s42729-022-00760-9>
- Moradi A., El-Shetehy M., Gamir J., Austerlitz T., Dahlin P., Wiczorek K., Künzler M., Mauch F. 2021. Expression of a fungal lectin in *Arabidopsis* enhances plant growth and resistance toward microbial pathogens and a plant-parasitic nematode. *Frontiers in Plant Science*, 12: 657451. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.657451>
- Panyuta O.O., Belava V.N., Olkhovych O.P., Taran N.Yu. 2018. Effect of phosphate-mobilized microbial preparations on lectin activity and photosynthetic apparatus of winter wheat seedlings under eyespot causal agent infection. *Microbiological Journal*, 80 (6): 66–78. [Панюта О.О., Белава В.Н., Ольхович О.П., Таран Н.Ю. 2018. Вплив фосфатмобілізуювальних мікробних препаратів на лектинову активність і фотосинтетичний апарат проростків пшениці озимої за інфікування збудником церкоспорельозу. *Мікробіологічний журнал*, 80(6): 66–78.] <https://doi.org/10.15407/microbiolj80.06.066>
- Panyuta O., Belava V., Fomaidi S., Kalinichenko O., Volkogon M., Taran N. 2016. The effect of pre-sowing seed treatment with metal nanoparticles on the formation of the defensive reaction of wheat seedlings infected with the eyespot causal agent. *Nanoscale Research Letters*, 11(1): 1–5. <https://doi.org/10.1186/s11671-016-1305-0>
- Pittol M., Tomacheski D., Simões D.N., Ribeiro V.F., Santana R.M.C. 2017. Macroscopic effects of silver nanoparticles and titaniumdioxide on edible plant growth. *Environmental Nanotechnology, Monitoring & Management*, 8: 127–133. <https://doi.org/10.1016/j.enmm.2017.07.003>
- Pogorila N.F., Surzhyk L.M., Pogorila Z.O. 2002. A new way of testing plant lectins. *Ukrainian Botanical Journal*, 59(2): 217–220. [Погоріла Н.Ф., Суржик Л.М., Погоріла З.О. 2002. Новий спосіб тестування лектинів рослин. *Український ботанічний журнал*, 59(2): 217–220.]
- Pusztahelyi T. 2018. Chitin and chitin-related compounds in plant–fungal interactions. *Mycology*, 9: 189–201. <https://doi.org/10.1080/21501203.2018.1473299>
- Pysmenna Yu.M., Panyuta O.O., Belava V.N., Taran N.Yu. 2014. Lectin activity of cell walls and cell organelles of winter wheat (*Triticum aestivum*) seedlings under biotic stress. *Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Biology Series*, 23(1129): 65–72. [Письменна Ю.М., Панюта О.О., Белава В.Н., Таран Н.Ю. 2014. Лектинова активність клітинних стінок і клітинних органел проростків озимої пшениці (*Triticum aestivum*) за біотичного стресу. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна. Серія "Біологія"*, 23(1129): 65–72.]
- Qiu R., Wei S., Zhang M., Li H., Sun H., Liu G., Li M. 2018. Sensors for measuring plant phenotyping: A review. *International Journal of Agricultural and Biological Engineering*, 11(2): 1–17. <https://doi.org/10.25165/j.ijabe.20181102.2696>
- Raikhel N.V., Mishkind M.L., Palevitz B.A. 1984. Characterization of a wheat germ agglutinin-like lectin from adult wheat plants. *Planta*, 162(1): 55–61. <https://doi.org/10.1007/BF00397421>
- Rizwan M., Ali S., Qayyum M.F., Ok Y.S., Adrees M., Ibrahim M., Rehman Z.U., Farid M., Abbas F. 2017. Effect of metal and metal oxide nanoparticles on growth and physiology of globally important food crops: a critical review. *Journal of Hazardous Materials*, 322: 2–16. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2016.05.061>

- Rudiger H., Gabius H.-J. 2001. Plant lectins: Occurrence, biochemistry, functions and applications. *Glycoconjugate Journal*, 18: 589–613. <https://doi.org/10.1023/a:1020687518999>
- Taran N., Batsmanova L., Kosyk O., Smirnov O., Kovalenko M., Honchar L., Okanencko A. 2016. Colloidal nanomolybdenum influence upon the antioxidative reaction of chickpea plants (*Cicer arietinum* L.). *Nanoscale Research Letters*, 11(1): 476. <https://doi.org/10.1186/s11671-016-1690-4>
- Tortella G., Rubilar O., Fincheira P., Parada J., de Oliveira H.C., Benavides-Mendoza A., Leiva S., Fernandez-Baldo M., Seabra A.B. 2024. Copper nanoparticles as a potential emerging pollutant: Divergent effects in the agriculture, risk-benefit balance and integrated strategies for its use. *Emerging Contaminants*, 10(4): 100352. <https://doi.org/10.1016/j.emcon.2024.100352>
- Vusatyy R.O. 2005. *Virulence of Pseudocercospora herpotrichoides (Fron.) Deighton and development of donors creating methods of winter wheat resistance against eyespot pathogen*. Cand. Sci. Diss. Abstract. Kharkiv, Kharkiv National Agrarian University named after V.V. Dokuchaev, 24 pp. [Вусатий Р.О. 2005. Вірулентність *Pseudocercospora herpotrichoides* (Fron.) Deighton та розробка методів створення донорів стійкості озимої пшениці до збудника очкової плямистості. Автореф. дис. канд. с/г наук: 06.01.11 — "Фітопатологія", Харків, Харківський національний аграрний університет імені В.В. Докучаєва, 24 с.]
- Wilkins D.A. 1978. The measurement of tolerance to edaphic factors by means of root length. *New Phytologist*, 80: 623–633. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04685.x>
- Yasmeen F., Raja N.I., Ilyas N., Komatsu S. 2018. Quantitative proteomic analysis of shoot in stress tolerant wheat varieties on copper nanoparticle exposure. *Plant Molecular Biology Reporter*, 36: 326–340. <https://doi.org/10.1007/s11105-018-1082-2>

Effect of pre-sowing treatment with silver and copper nanoparticles on the lectin dependent adaptive reactions of *Triticum aestivum* (Poaceae) to the eyespot causal agent *Oculimacula yallundae* (Helotiales, Ascomycota)

Yu.M. PYSMENNA, O.O. PANYUTA, V.N. BELAVA,
O.P. OLKHOVYCH, N.Yu. TARAN
Taras Shevchenko National University of Kyiv,
Educational and Scientific Centre "Institute of Biology and Medicine",
64/13 Volodymyrska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. Morphometric parameters and lectin activity of seedlings of soft winter wheat (*Triticum aestivum*) inoculated with conidial suspension of *Oculimacula yallundae*, an eyespot causal agent, were studied under conditions of pre-sowing treatment with silver and copper nanoparticles. The study revealed that the seed treatment of two wheat cultivars of different resistance (a susceptible 'Myronivska 808' and a relatively resistant 'Renan') affects the seedling growth of both cultivars as well as protein content and lectin activity of various cellular fractions. It has been found that the lectin activity of cell wall fractions and cell organelles in wheat seedlings at the infection and pre-sowing treatment is higher than in uninfected seedlings. The dynamics of lectin activity of various cell fractions during infection differed. The reaction-response effect was more pronounced in seedlings of the 'Renan' cultivar relatively resistant to the pathogen. Pre-sowing treatment with Ag and Cu nanoparticles induced lectin-dependent defense responses in wheat seedlings of both studied cultivars. The obtained results hold potential for further research and use of metal nanoparticles for plant protection against biotic and abiotic factors.

Keywords: lectin activity, morphometry, nanoparticles, pathogen, protein, *Pseudocercospora herpotrichoides*, tolerance index, winter wheat

