

ОЦІНКА ГЕНЕТИЧНОГО ПОЛІМОРФІЗМУ УКРАЇНСЬКИХ ПОПУЛЯЦІЙ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ РОДУ *GALINSOGA* ЗА ДОПОМОГОЮ ISSR-МАРКЕРІВ

Ю.О. ТИНКЕВИЧ¹, К.Г. БЛИЗНЮК¹, Я.І. ІВАНОВИЧ^{1,2}, Н.М. РОШКА¹,
А.І. ТОКАРЮК¹, А.Є. ШЕЛИФІСТ¹, Р.А. ВОЛКОВ^{1*}

¹ Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, вул. Коцюбинського, 2, 58012, Чернівці, Україна

² Кафедра лісової мікології та патології рослин, Шведський університет сільськогосподарських наук, Уппсала, Швеція

E-mail: r.volkov@chnu.edu.ua

Автор для кореспонденції – Волков Р.А., e-mail: r.volkov@chnu.edu.ua

Два види роду *Galinsoga*, *G. parviflora* Cav. та *G. quadriradiata* Ruiz & Pav. належать до найбільш успішних інвазійних рослин, які завдають суттєвої шкоди природним та агроєкосистемам. Їх природний ареал простягається від Північної до Південної Америки, а адвентивна частина ареалу охоплює всі материки, крім Антарктиди. Не дивлячись на практичне значення *G. parviflora* та *G. quadriradiata*, генетичне різноманіття європейських популяцій цих видів все ще залишається недослідженим. В цій роботі ми використали ISSR маркери для дослідження українських популяцій *G. parviflora* та *G. quadriradiata* та порівняли їх із рослинами з території Польщі, Литви та Португалії. Отримані результати засвідчують низьке генетичне різноманіття (індекс Шенона $I = 0,124$) популяцій *G. quadriradiata*, вірогідною причиною чого може бути малий розмір вихідної популяції, завезеної з Америки до Старого Світу. Водночас, рівень генетичного різноманіття у популяціях *G. parviflora* є суттєво вищим ($I = 0,254$). Деякі генотипи *G. parviflora* мають широке географічне розповсюдження та, водночас, різні генотипи зустрічаються на спільній території. Отримані дані добре узгоджуються із гіпотезою про втечу з ботанічних садів як основне джерело походження інвазійних видів роду *Galinsoga*. Серед досліджених зразків виявлено декілька форм гібридної природи, які імовірно походять від гібриду між *G. parviflora* та *G. quadriradiata* внаслідок наступних зворотних схрещувань з одним із батьківських видів.

Ключові слова: баркодинг, біологічне різноманіття, генетичний поліморфізм, молекулярна геноміка, міжвидова гібридизація, молекулярні маркери.

Вступ. Рід *Galinsoga* родини айстрових (Asteraceae) включає за різними оцінками 12 (POWO, 2024) або 15 (WFO, 2024) видів трав'янистих рослин. Природний ареал роду включає південну частину Північної Америки та Південну Америку, за виключенням зони дощових лісів.

Найбільш широкий природний ареал мають два види: *G. parviflora* Cav. та *G. quadriradiata* Ruiz & Pav., які також є одними із найбільш успішних інвазійних видів рослин. На загал їм вдалося колонізувати всі материки крім Антарктиди (GBIF, 2024). Вважається, що поширення обох видів на території Європи пов'язане із втечею з ботанічних садів, куди вони були завезені наприкінці 18-го сторіччя (Galega and Sudnik-Wyjcikowska, 2010). Завдяки обміну рослинами між ботанічними садами інвазія починалась майже одночасно у всіх частинах Європи. Оскільки вихідним матеріалом, завезеним з Перу та Венесуели, була невелика кількість особин (Galera and Sudnik-Wyjcikowska, 2010), можна очікувати низьке генетичне різноманіття цих видів в адвентивній частині їх ареалу. Проте, екологічні дослідження показують диференціацію популяцій *G. quadriradiata* за темпами росту, засвоєнням азоту та конкурентоздатністю із нативними видами (Zhang et al, 2024). Інвазійні види *Galinsoga* є небезпечними бур'янами, які можуть викликати значні втрати врожаю для бобових, капусти, томатів та полуниці (Damalas, 2008).

Вважається, що інвазія *G. parviflora* відбувалась швидше, порівняно із *G. quadriradiata* і на території України *G. parviflora* досі зустрічається дещо частіше. Частково це може пояснюватися більш жорсткою екологічною приуроченістю *G. quadriradiata* (Pysek et al, 1998). Проте, дані стосовно зустріваності варто трактувати із обережністю, адже ці види морфологічно дуже подібні і їх можна легко сплутати. Крім того, кожен вид володіє достатньо широким діапазоном морфологічної мінливості (Canne, 1977; Damalas, 2008). Зокрема, для *G. quadriradiata* було показане існування трьох морфо-

© ІНСТИТУТ КЛІТИННОЇ БІОЛОГІЇ ТА ГЕНЕТИЧНОЇ ІНЖЕНЕРІЇ НАН УКРАЇНИ, 2025

типів, для яких можлива гібридизація. Втім, порушення мейозу і чоловіча стерильність гібридів вказують на неповну статеву сумісність цих морфотипів. Загалом, *G. quadriradiata* вважається найбільш морфологічно мінливим таксоном в роді *Galinsoga* (Canne, 1977).

Генетичні відмінності між видами *Galinsoga* більш суттєві. *G. parviflora* є диплоїдом ($2n = 16$), тоді як *G. quadriradiata* вважається алотетраплоїдом ($2n = 32$). Виходячи із подібності в морфології хромосом, припускають, що *G. parviflora* може бути одним із предкових видів для *G. quadriradiata* (Damalas, 2008). Однак, відсутність кон'югації хромосом у триплоїдних гібридів ($2n = 24$) між *G. parviflora* та *G. quadriradiata*, а також утворення квадрівалентів, анафазних мостів та затримки при розходженні окремих хромосом під час мейозу у тетраплоїдної *G. quadriradiata* свідчать проти безпосередньої участі *G. parviflora* як батьківської форми у виникненні *G. quadriradiata* (Gopinathan and Babu, 1982). Втім, видається, що лише цитогенетичних даних недостатньо для остаточної відповіді на це питання.

Гібридизація між *G. parviflora* та *G. quadriradiata* в межах адвентивного ареалу призводить до утворення популяцій триплоїдних гібридів, які підтримуються завдяки вегетативному розмноженню. Такі рослини були описані як гібридний вид *Galinsoga* × *mixta* Murr (Duistermaat et al, 2014), який вважається нативним для кількох європейських країн (POWO, 2024). Повідомлення про ймовірні гібриди між *G. parviflora* та *G. quadriradiata* зустрічаються і для території України (Yavorska, 2008). Є припущення, що в межах природного ареалу обидва згадані види здатні схрещуватись із іншими представниками роду, зокрема, *G. subdiscoidea* Cronquist та *G. unxioides* Griseb. (Canne, 1977). Крім того, проміжний фенотип, знайдений для деяких екземплярів, може вказувати на випадки гібридизації між *G. quadriradiata* та представником спорідненого роду *Sabazia sarmentosa* Less. (Canne, 1977).

До останнього часу молекулярні методи майже не використовувались для вивчення видів роду *Galinsoga*. Зокрема, порівняння послідовностей окремих ділянок хлоропластної ДНК та ділянки ITS1-ITS2 ядерної 35S рДНК застосовувалось лише для реконструкції філогене-

зу надродових груп в межах родини Asteraceae (Baldwin et al, 2002; Pelsner et al, 2010; Rivera et al, 2021) або для ДНК-баркодингу при аналізі різноманіття флори окремих регіонів (Kress et al, 2005; Xu et al, 2018; Gill et al, 2019; Tommasi et al, 2021; Zhang et al, 2022), хоча ці молекулярні маркери, особливо ITS1-ITS2, дозволяють аналізувати філогенетичні відносини близько споріднених видів і навіть популяцій покритонасінних рослин (Volkov et al, 2010; China Plant BOL Group et al, 2011; Kolter and Gemeinholzer, 2021; Tynkevich et al, 2024).

Генетичний поліморфізм інвазійних популяцій було дослідженню з використанням техніки ISSR (inter simple sequence repeats) лише для *G. quadriradiata* на території Китаю (Li et al, 2015; Liu et al, 2021). Методи генетичного профілювання, такі як AFLP, ISSR, SRAP, SSR та ін., дозволяють оцінити поліморфізм в загальному по геному. Тому ці методи є оптимальною стартовою точкою для дослідження рослин із недостатньо вивченою генетикою і геномікою. Додатковою перевагою таких методів є висока чутливість, що дозволяє виявляти відмінності між популяціями дикорослих (Twardovska et al, 2010; Bublyk et al, 2013; Ghaffarian and Mohammadi, 2023; AL-Kiyam et al, 2024) або сортами культурних (Smýkal et al, 2011; Landjeva et al, 2015; Ivanovych et al, 2017; Ivanovych et al, 2018; Domblides and Domblides, 2023; Rabokon et al, 2023) рослин.

В цій роботі ми вперше оцінили генетичний поліморфізм європейських популяцій двох інвазійних видів роду *Galinsoga*, *G. parviflora* і *G. quadriradiata* та можливість гібридизації між ними з використанням методу ISSR.

Матеріали і методи. Рослинний матеріал та виділення ДНК. Зразки інвазійних видів рослин роду *Galinsoga* були зібрані в межах дев'яти областей Західної та Центральної України, а також у Польщі, Литві та Португалії (табл. 1, рис. 1). Таксономічна приналежність зразків була визначена за морфологічними критеріями. Геномну ДНК виділяли з гербарних зразків цетавлоновим методом (Porebski et al, 1997). На стадії лізису зразки ДНК додатково обробляли протеїназою K (Sigma-Aldrich, США) (Tynkevich et al, 2022). Локалітети, в яких було зібрано зразки, позначені на карті в програмі QGIS 3.26.1.

Таблиця 1. Географічне походження зразків рослин роду *Galinsoga*

Назва зразку	Походження зразку	GPS координати
<i>G. parviflora</i> Cav.		
Gal27	с. Карапчів, Чернівецька обл., Україна	48.09116727267852, 25.847802622476483
Gal46	м. Городенка, Івано-Франківська обл., Україна	48.67401917200899, 25.494866371214155
Gal47	с. Проходи, Волинська обл., Україна	51.78796765991254, 25.466925718741834
Gal48	с. Григорівка, Хмельницька обл., Україна	49.72563982611488, 27.18990333338048
Gal52	м. Герца, Чернівецька обл., Україна	48.1499298545668, 26.253830690651856
Gal54	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна	48.27144896215056, 25.93587813218715
Gal56	м. Коростишів, Житомирська область, Україна	50.1911, 29.0317
Gal58	с. Долішній Шепіт, Чернівецька обл., Україна	48.01342020475561, 25.285836075896903
Gal61	с. Юрківці, Чернівецька обл., Україна	48.503050813966084, 25.93285795018978
Gal63	м. Чорнобиль, Київська область, Україна	51.1646, 30.1248
Gal64	с. Боришківці, Тернопільська обл., Україна	48.55326355739484, 26.359155102839438
Gal66	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна	48.29161268502694, 25.92147333514412
Gal68	с. Буша, Рівненська обл., Україна,	50.3235, 26.30.18
Gal70	с. Горошова, Тернопільська обл., Україна	48.54670275368212, 26.107241043046972
Gal72	м. Кременець, Тернопільська обл., Україна	50.0626, 25.4418
Gal73	с. Верхня Рожанка, Львівська обл., Україна	48.77541354594396, 23.498510558080714
Gal74	м. Клайпеда, Клайпедський повіт, Литва	55.705062148311875, 21.152839095836224
Gal75	м. Київ, Україна	50.3112, 30.2720
Gal76	м. Київ, Україна	50.38377980356177, 30.47712167668823
<i>G. quadriradiata</i> Ruiz & Pav.		
Gal45	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна	48.29466390515873, 25.9264252530735
Gal49	с. Долішній Шепіт, Чернівецька обл., Україна	48.01342020475561, 25.285836075896903
Gal50	м. Сторожинець, Чернівецька обл., Україна	48.16294822534862, 25.71715359096614
Gal51	м. Герца, Чернівецька обл., Україна	48.1499298545668, 26.253830690651856
Gal53	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна	48.271713183578285, 25.936307285603434
Gal55	м. Коростишів, Житомирська обл., Україна	50.32152276069252, 29.063985580602385
Gal57	м. Кашкайш, Естремадура, Португалія	38.69575929567358, -9.42855005768566
Gal59	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна	48.276913458493404, 25.938018903901167
Gal60	м. Краків, Малопольське воєводство, Польща	50.06626777317352, 19.960115165062152
Gal62	с. Нижні Ворота, Закарпатська обл., Україна	48.77495618632763, 23.10388538084955
Gal65	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна	48.29161268502694, 25.92147333514412
Gal67	м. Городенка, Івано-Франківська обл., Україна	48.67458594511937, 25.50044536562589
Gal69	с. Горошова, Тернопільська обл., Україна	48.54670275368212, 26.107241043046972
Gal71	м. Дрогобич, Львівська обл., Україна	49.352132, 23.469862

Використані праймери та умови ПЛР-ампліфікації. Для ампліфікації ISSR маркерів було використано вісім ISSR-праймерів з набору UBC (University of British Columbia – табл. 2). Для різних праймерів використовували різні температури гібридизації, як зазначено раніше (Ivanovych et al, 2017).

Реакційна суміш для ПЛР загальним об'ємом 20 мкл містила такі компоненти: 10 нг ДНК, 10 мкл 5× полімеразної суміші MyTaq™

HS Red Mix (Meridian Bioscience) та 0,8 мкМ праймера. ПЛР проводилася з використанням ампліфікатора BioRad T100 («BioRad», США) за такою програмою: (1) початкова активація ДНК-полімерази та денатурація ДНК – 95 °С, 3 хв; (2) денатурація ДНК – 95 °С, 20 с; (3) гібридизація праймерів – 50–56 °С, 20 с; (4) синтез ДНК – 72 °С, 45 с; (5) завершення ампліфікації – 72 °С, 3 хв; припинення реакції – 4 °С; загальна кількість циклів ампліфікації – 35.

Таблиця 2. Праймери, використані для ампліфікації ISSR-маркерів

Праймер	Послідовність	Температура гібридизації, °C
UBC 807	AGA GAG AGA GAG AGA GT	50
UBC 809	AGA GAG AGA GAG AGA GG	52
UBC 810	GAG AGA GAG AGA GAG AT	50
UBC 811	GAG AGA GAG AGA GAG AC	52
UBC 827	ACA CAC ACA CAC ACA CG	52
UBC 835	AGA GAG AGA GAG AGA GYC	56
UBC 836	AGA GAG AGA GAG AGA GYA	54
UBC 857	ACA CAC ACA CAC ACA CYG	56

Електрофорез ПЛР-продуктів. Електрофоретичне розділення продуктів ПЛР проводили в 2 та 3 % агарозних гелях протягом 4–4,5 год за напруженості електричного поля 5 В/см. Після електрофорезу гель зафарбовували розчином етидію броміду. Для визначення довжин ПЛР-продуктів використовували 100 bp та 1 kbp маркери (Biotium).

Статистичний аналіз. Електрофореграми продуктів ампліфікації аналізували за допомогою програмного забезпечення TotalLab TL120. Кожну реакцію проводили тричі, щоб перевірити відтворюваність ампліфікованих смуг.

Наступні статистичні параметри, а саме – відсоток поліморфних смуг (percentage of polymorphic bands, PPB), вміст поліморфної інформації (polymorphic information content, PIC), кількість різних алелів (N_a), кількість ефективних алелів (N_e), інформаційний індекс Шеннона (I), очікувана гетерозиготність (H_e) та не-зміщена очікувана гетерозиготність (uH_e) – оцінювали за допомогою програмного забезпечення GenAlEx 6.503 (Peakall and Smouse, 2012). Значення PIC були розраховані в MS Excel на основі частот діапазону GenAlEx (Varshney et al, 2007; Ivanovych et al, 2017).

Матриця необроблених бінарних даних була перетворена в матрицю генетичних відстаней за допомогою коефіцієнта Дайса (Nei and Li, 1979) з використанням програмного забезпечення DARwin 6.0.21 (Perrier et al, 2003). Генетичну подібність між 33 зразками роду *Galinsoga* оцінювали за допомогою методу незваженого приєднання сусідів (UWN-J). Аналіз методом основних координат (PCoA) проводився для п'яти осей з позитивним власним значенням у програмному забезпеченні DARwin.

Для аналізу структури популяції та виявлення можливих гібридів використовували програмне забезпечення STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al, 2000), яке базується на байєсівській кластеризації. Цей метод використовувався для розрахунку відсотка спорідненості певного зразка до кожної з K груп (генетичних пулів), які об'єднують найбільш споріднені зразки. Для розрахунку найкращого значення K було використано метод Evanno, реалізований у програмному забезпеченні STRUCTURE HARVESTER (Earl and von Holdt, 2012).

Результати та обговорення. *Поліморфізм ISSR-маркерів.* Для ПЛР-ампліфікації було використано вісім UBC праймерів (табл. 2). На отриманих електрофореграмах на загаль для всіх праймерів було виявлено 157 чітких смуг. Довжина ПЛР-продуктів коливалась від 140 нп до 1650 нп (приклад патерну електрофоретичного розділення ампліфікатів наведений на рис. 2). Кількість смуг, отриманих із застосуванням різних праймерів, становила від 14 (UBC 836) до 27 (UBC 835).

Кількість поліморфних алелів знаходилась у діапазоні від 9 для праймерів UBC 807 та UBC 836 до 23 для UBC 835. Загальна кількість поліморфних алелів становила 131 (табл. 3). Для використаних праймерів значення PIC знаходиться в межах від 0,499 до 0,541; з середнім 0,523. Найбільше значення PIC – 0,541, було отримано з праймером UBC 809.

Аналіз кластеризації генотипів. Структура популяцій видів роду *Galinsoga* та наявність у досліджених вибірці потенційних гібридних форм були проаналізовані методом байєсівської кластеризації із використанням програми STRUCTURE. Параметр delta K (ΔK), який бу-

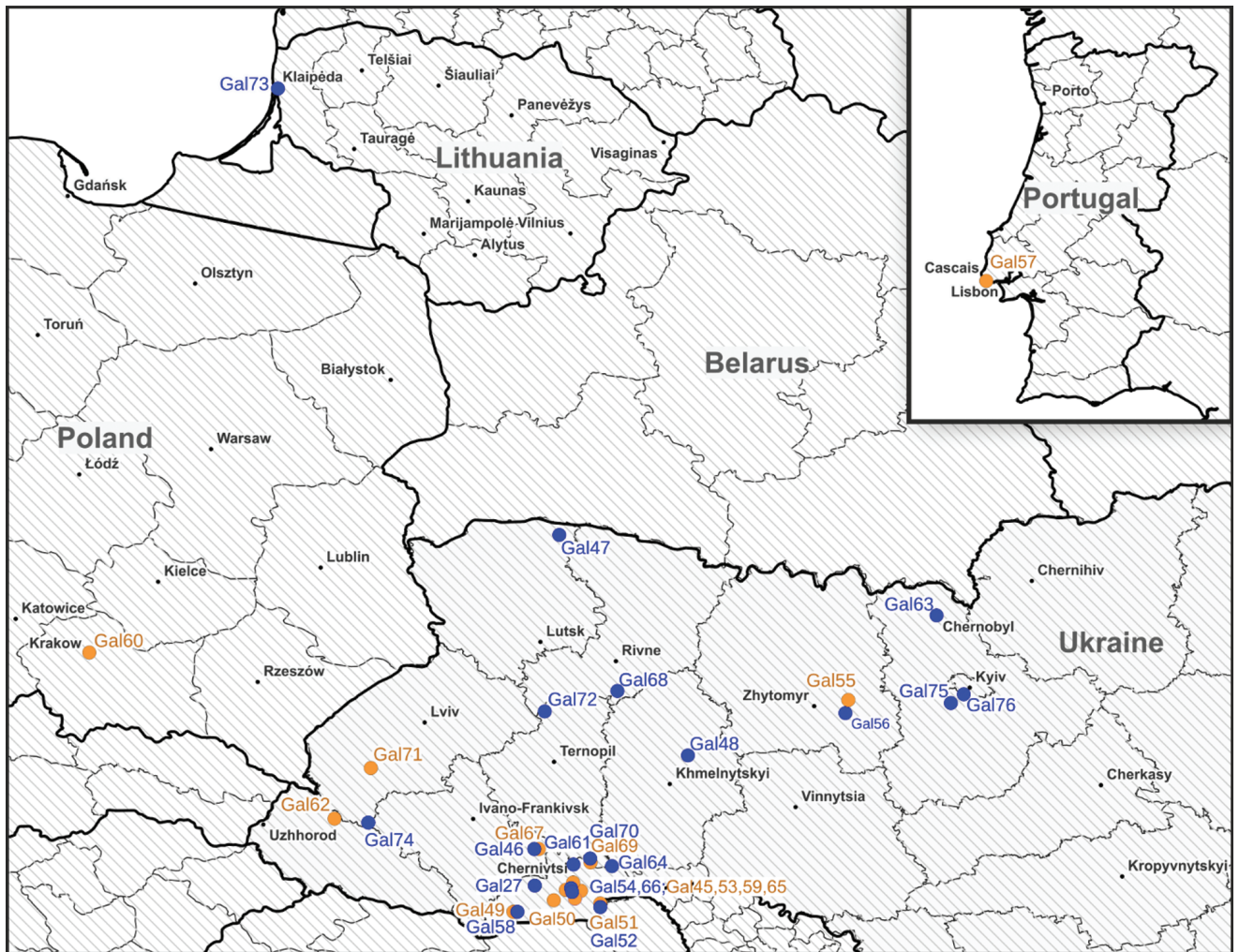


Рис. 1. Географічне розташування локалітетів, з яких були відібрані зразки рослин роду *Galinsoga*. Назви зразків рослин, які за морфологічними ознаками були ідентифіковані як *G. parviflora* та *G. quadriradiata*, наведено синім та помаранчевим кольорами, відповідно

ло використано для визначення оптимальної кількості кластерів (K), показав найвище значення для $K = 2$ (рис. 3, а). Отже, всі 33 генотипи було розділено між двома видоспецифічними кластерами, «Parviflora» та «Quadriradiata» (рис. 3, б). Більшість зразків згрупувалась у відповідності із видовою приналежністю, визначеною за морфологічними ознаками (табл. 1). Проте, у частини зразків виявлений генотип не співпадав із попереднім видовим визначенням. Зокрема, зразки Gal46 і Gal52, які було визначено як *G. parviflora*, за результатами баркодингу належать до *G. quadriradiata*, і навпаки — зразки Gal51 і Gal67, які були визначені як *G. quadriradiata*, належать до *G. parviflora*.

Отримані результати також показали, що два зразки, Gal64 та Gal74, які за морфологічними ознаками було ідентифіковано як *G. parviflora*, являють собою форми гібридного походження. Їх геноми містять 73,7 та 18,2 % генетичного матеріалу *G. parviflora* та, відповідно, 26,3 та 81,8 % — *G. quadriradiata*. Крім того, один зразок, Gal56, ідентифікований як *G. parviflora* містить невелику кількість, 0,9 %, генетичного матеріалу *G. quadriradiata*, тоді як два зразки, Gal55 та Gal71, ідентифіковані як *G. quadriradiata* містять 1,6 та 1,2 %, генетичного матеріалу *G. parviflora*. Можна припустити, що ці зразки виникли в результаті зворотних схрещувань міжвидових гібридів з одним із батьківських видів.

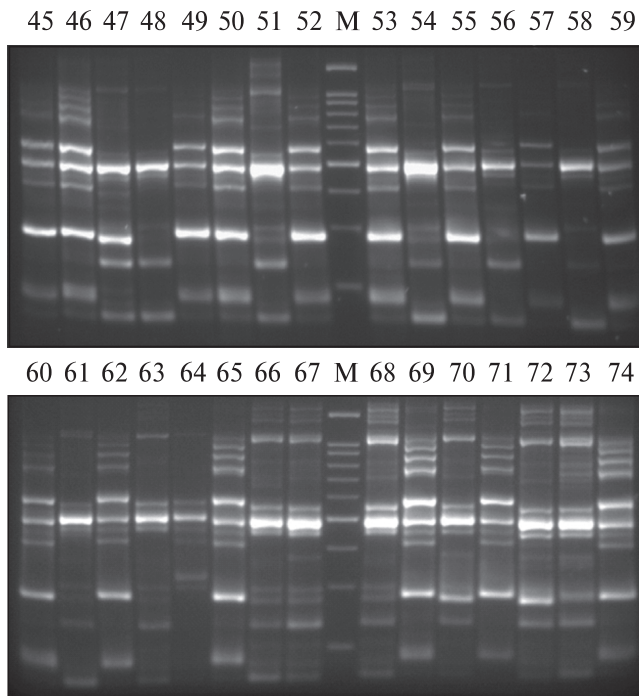


Рис. 2. Електрофореграма ПЛР-продуктів, отриманих з використанням праймера UBC 810 для зразків рослин роду *Galinsoga*, Gal45-Gal74. М – 100 bp ДНК-маркер (Biotium)

Ймовірні міжвидові гібриди між *G. parviflora* та *G. quadriradiata* були неодноразово описані раніше. Проте, такі повідомлення ґрунтуються на аналізі морфологічних ознак, які використовуються для ідентифікації видів (Canne, 1976;

Heukels and van der Meijden, 2005; Yavorska, 2008) або на цитогенетичних даних (Canne, 1977; Gopinathan and Babu, 1982; Canne, 1983). Таким чином, в нашій роботі можливість схрещування *G. parviflora* та *G. quadriradiata* вперше показана за допомогою молекулярно-генетичних методів.

Беручи до уваги, що *G. parviflora* та *G. quadriradiata* є диплоїдним та тетраплоїдним видами (Canne, 1983), можна очікувати, що гібриди між ними будуть триплоїдами, у яких співвідношення генетичного матеріалу батьків має становити 1 : 2. Проте, для виявлених нами гібридних форм таке співвідношення не спостерігалось. Отже, ми припускаємо, що ці гібридні форми виникли внаслідок зворотних схрещувань між триплоїдними гібридами та їх батьківськими формами. Така гіпотеза добре узгоджується із попередніми цитогенетичними даними про спонтанне утворення популяцій триплоїдних гібридів та їх подальшу гібридизацію із батьківськими видами, як це було встановлено у ботанічному саду м. Делі (Індія), де обидва батьківські види зростали у безпосередній близькості (Gopinathan and Babu, 1982).

Генетичний поліморфізм видів роду Galinsoga. Показники, які характеризують генетичне різноманіття популяцій, а саме – інформаційний індекс різноманітності Шеннона (H') та очікувана гетерозиготність (H_e), виявились більше, ніж вдвічі вищими для *G. parviflora* порів-

Таблиця 3. Аналіз патернів ISSR-ампліфікатів, отриманих для зразків роду *Galinsoga*

Праймер	Довжина фрагментів ДНК (нп)	ТВ	РВ	РРВ (%)	РІС	ДР	РР
UBC 807	190–1400	15	9	60	0,523	0,788	78,182
UBC 809	160–1000	17	16	94,12	0,541	0,683	5,758
UBC 810	170–1650	22	19	86,36	0,519	0,699	13,030
UBC 811	300–1300	23	20	86,96	0,503	0,777	14,667
UBC 827	310–1250	19	15	78,95	0,516	0,786	4,970
UBC 835	140–1350	27	23	85,19	0,499	0,722	10,424
UBC 836	180–1070	14	9	64,29	0,532	0,885	12,242
UBC 857	320–1550	20	20	100	0,525	0,717	4,848
Разом/Середнє	140–1650	157	131	83,44	0,523	0,881	12,242

Примітки. ТВ, total number of bands (загальна кількість ампліфікованих смуг); РВ, number of polymorphic bands (кількість поліморфних смуг); РРВ, percentage of polymorphic bands (відсоток поліморфних смуг); РІС, polymorphic information content (вміст поліморфної інформації); ДР, discriminating power (дискримінаційна здатність); РР, resolving power (роздільна здатність).

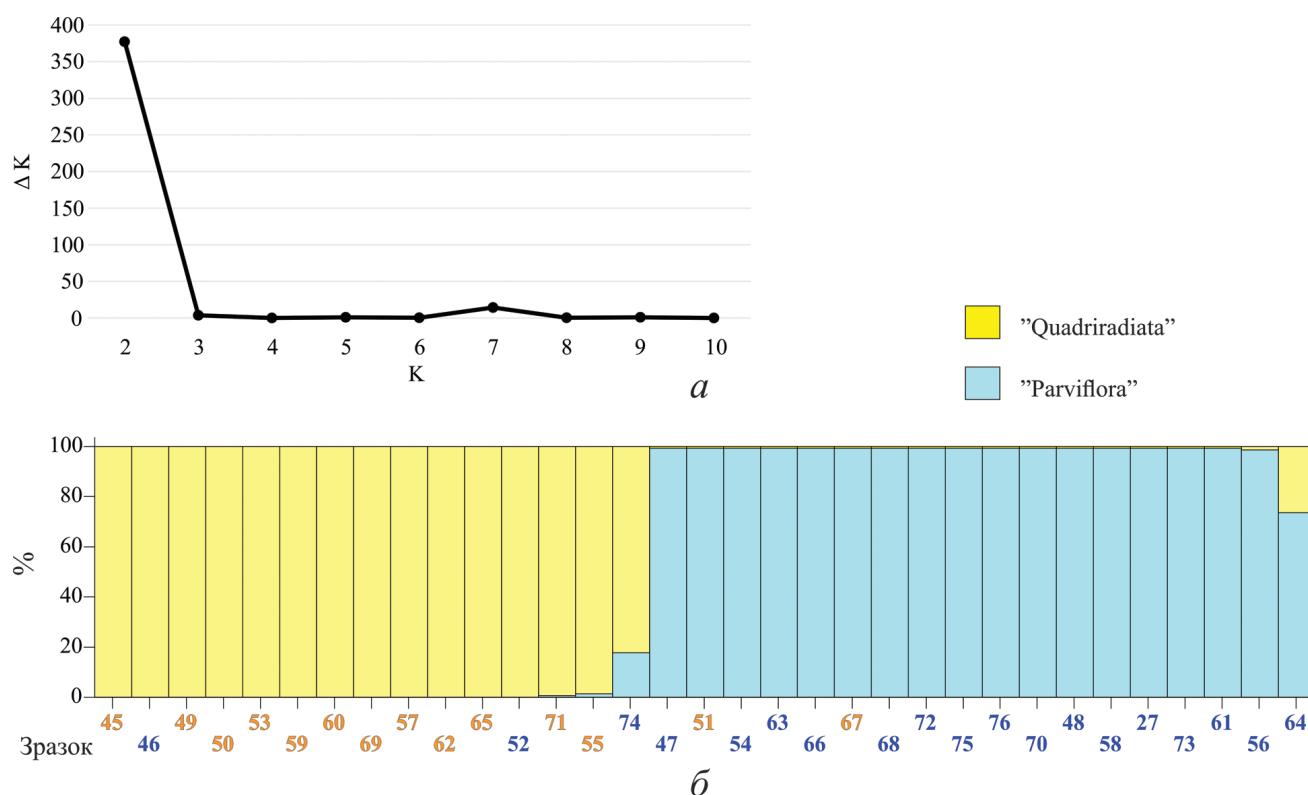


Рис. 3. Аналіз ISSR-поліморфізму за допомогою програми STRUCTURE. *а* – залежність параметру ΔK від кількості кластерів (*К*). *б* – генетична конституція зразків рослин роду *Galinsoga*, які представлені як вертикальні стовпчики. Жовтим та блакитним кольорами показаний вміст генетичного матеріалу *G. quadriradiata* та *G. parviflora*, відповідно. Назви зразків рослин, які за морфологічними ознаками були ідентифіковані як *G. parviflora* та *G. quadriradiata*, наведено синім та помаранчевим кольорами, відповідно

няно із *G. quadriradiata* (табл. 4). Для *G. quadriradiata* визначені нами значення цих показників виявились близькими до таких для популяцій з Китаю, які були досліджені з використанням

ISSR маркерів (Liu et al, 2021). Для китайських популяцій *G. quadriradiata* також був обрахований інший показник, РРВ – відсоток поліморфних смуг, який знаходився в діапазоні від

Таблиця 4. Характеристики генетичного різноманіття рослин роду *Galinsoga*

Вид	N	PB	PPB (%)	N_a	N_e	I	H_e	uH_e
<i>G. quadriradiata</i>								
М	15	49	31,21	1,025	1,125	0,124	0,078	0,082
SE				0,062	0,020	0,017	0,012	0,012
<i>G. parviflora</i>								
М	18	89	54,14	1,350	1,295	0,254	0,169	0,176
SE				0,063	0,031	0,023	0,016	0,017

Примітки. N – кількість зразків рослин; PB – number of polymorphic bands (кількість поліморфних смуг); PPB – percentage of polymorphic bands (відсоток поліморфних смуг); N_a – кількість різних алелів; N_e – кількість ефективних алелів; I – інформаційний індекс різноманітності Шеннона; H_e – очікувана гетерозиготність; uH_e – незміщена очікувана гетерозиготність; М – середнє значення; SE – стандартна похибка.

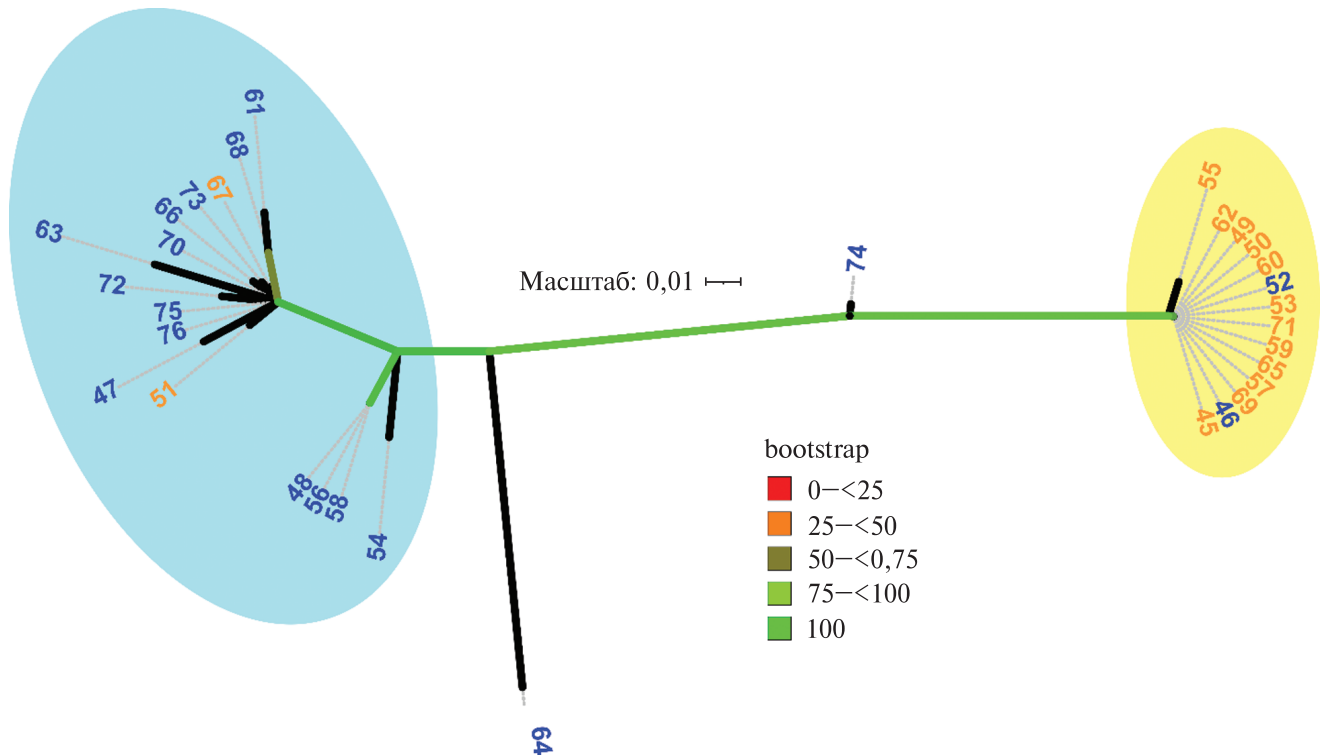


Рис. 4. Дендрограма генетичної подібності зразків роду *Galinsoga*, побудована методом UWN-J на основі поліморфізму ISSR-маркерів. Колір гілок дерева відповідає значенням статистичної bootstrap підтримки відповідних груп (див. легенду). Назви зразків рослин, які за морфологічними ознаками були ідентифіковані як *G. parviflora* та *G. quadriradiata*, наведено синім та помаранчевим кольорами, відповідно. На блакитному та жовтому фоні наведено зразки, які належать до кластерів «Parviflora» та «Quadriradiata» за результатами аналізу у програмі STRUCTURE

8,88 до 29,51 % (Li et al, 2015). Ці значення є суттєво ближчими до отриманих нами для *G. quadriradiata* (31,21 %), ніж для *G. parviflora* (54,14 %). Таким чином, рівень генетичного різноманіття *G. quadriradiata* є подібним на території Європи та Китаю. Для *G. parviflora* генетичне різноманіття популяцій раніше не оцінювалось.

Порівняння з іншими трав'янистими рослинами показує, що для *G. parviflora* в європейській частині ареалу значення індексу Шеннона становить 0,254, тобто знаходиться в типових для інвазійних видів межах. Так, для популяцій *Linaria vulgaris* Mill. (Ward et al, 2008), *Brassica juncea* (L.) Czern. (Huangfu et al, 2009) та *Galega officinalis* L. (Wang et al, 2012) *I* дорівнює 0,388; 0,467 та 0,432, відповідно. Подібний діапазон характерний і для більшості інвазійних видів родини Asteraceae. Зокрема, значення *I* коливається від 0,153 до 0,269 у різних частинах європейського ареалу *Erigeron annuus*

(L.) Desf (Tunaitienè et al, 2015) та становить 0,523 для *Tithonia diversifolia* у Китаї (Yang et al, 2012).

На противагу *G. parviflora*, отримане нами для *G. quadriradiata* значення *I* = 0,124 є нижчим порівняно із більшістю інвазійних рослин, можливою причиною чого міг би бути апоміктичний спосіб розмноження, якій зустрічається у *G. quadriradiata* (Haskell and Marks, 1952; Pietrusiewicz et al, 2005). Раніше низьке генетичне різноманіття було знайдено у деяких інвазійних видів, як от *Alternanthera philoxeroides* (Ye et al, 2003) та *Chromolaena odorata* (Ye et al, 2004), для яких характерне безстатеве розмноження. Проте, апоміксис не обов'язково супроводжується зниженням генетичного різноманіття: так, у популяціях інвазійного виду *Ageratina adenophora* (Spreng.) R.M. King and H. Rob. значення індексу Шеннона становить 0,3716 (Gui et al, 2009). Крім того, у *G. parviflora* та *G. quadriradiata* основ-

ним способом розмноження є утворення насіння статевим шляхом (Jursík et al, 2003; Kuśewicz and Gojło, 2014). Відповідно, ми вважаємо, що більш вірогідною причиною низького генетичного різноманіття *G. quadriradiata* може бути малий розмір вихідної популяції, завезеної з Америки до Старого Світу, тобто ефект засновника. Такий сценарій добре узгоджується із гіпотезою про втечу з ботанічних садів як основний шлях розповсюдження для видів роду *Galinsoga*. При цьому вважається, що *G. quadriradiata* поширювалась з меншої кількості ботанічних садів у Європі, ніж *G. parviflora* (Galera and Sudnik-Wujcikowska, 2010), що цілком підтверджується нашими даними.

Генетична подібність зразків інвазійних видів роду *Galinsoga*. Для визначення подібності між досліджуваними зразками була побудована UWN-J дендрограма (рис. 4), яка включає дві основні клади, котрі мають високу статистичну підтримку і повністю відповідають кластерам «Parviflora» та «Quadriradiata», отриманим при аналізі з використанням програми STRUCTURE (рис. 3).

Гібридні форми Gal64 та Gal74 локалізуються на дендрограмі між основнимикладами. При цьому гілка Gal64 є найдовшою на дендрограмі, тоді як Gal74 утворює коротку гілку. В межах клади «Quadriradiata» 13 зразків формують спільну групу, тоді як зразок Gal55 є сестринською формою до них. У кладі «Parviflora» наявні дві основні субклади, одна з яких об'єднує зразки Gal48, Gal56 та Gal58, а друга – решту зразків крім Gal54. Слід зазначити, що зразок *G. parviflora* Gal63, який отримано з зони Чорнобильської катастрофи, формує на дендрограмі довгу гілку, що вказує на перебудову у його геномі.

Подібне групування зразків спостерігалось і за результатами аналізу методом основних компонент (PCoA), проведеному за п'ятьма осями, які пояснюють 62,3; 7,06; 4,31; 3,6 і 3,3 % варіації, відповідно. Групи зразків «Parviflora» та «Quadriradiata» виявились розділеними значною дистанцією на графіках за осями 1/2 та 1/3 (рис. 5). При цьому зразки *G. quadriradiata* утворюють щільну групу, на відміну від зразків *G. parviflora*. Гібридні зразки Gal64 та Gal74 займають на графіках ізольоване положення.

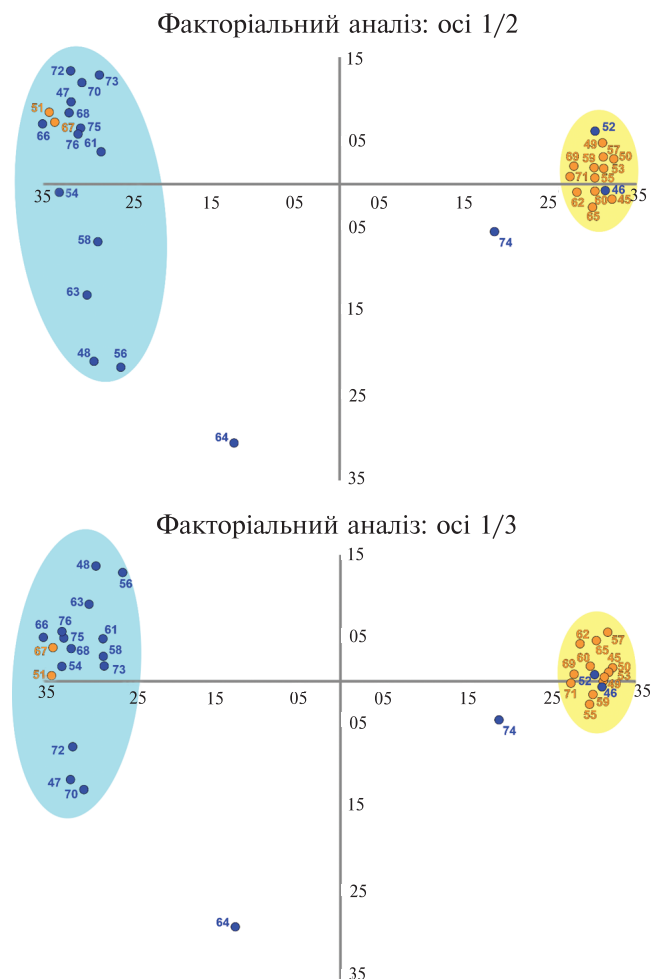


Рис. 5. Результати аналізу генетичної подібності зразків роду *Galinsoga* методом основних координат. Назви зразків рослин, які за морфологічними ознаками були ідентифіковані як *G. parviflora* та *G. quadriradiata*, наведено синім та помаранчевим кольорами, відповідно. На блакитному та жовтому фоні наведено зразки, які належать до кластерів «Parviflora» та «Quadriradiata» за результатами аналізу у програмі STRUCTURE

На загал результати, отримані при побудові дендрограми та методом PCoA додатково підтверджують, що *G. parviflora* має порівняно високе, а *G. quadriradiata* низьке генетичне різноманіття – див. вище.

Серед усіх проаналізованих зразків найбільш своєрідним виявилась гібридна форма Gal64, що підтверджують результати, отримані різними методами. Імовірною причиною цього може бути походження Gal64 від предкової форми, яка мала рідкісний генотип, або значні

структурні перебудови в геномі внаслідок міжвидової гібридизації (Volkov et al, 1999; Rieseberg, 2001; de Tomás & Vicient, 2023).

Чотири зразки рослин, Gal46, Gal52, Gal51 і Gal67, для яких визначення видової приналежності за морфологічними ознаками не співпадає з результатами генетичної кластеризації (рис. 3), показують мінімальну дистанцію до більшості інших представників свого виду як на UWN-J дендрограмі (рис. 4), так і за даними PCoA (рис. 5). Отже, генетично вони є типовими представниками своїх видів і їх морфологічні особливості не можна пояснити гібридним походженням. Відповідно, ми вважаємо, що для зразків Gal46, Gal51, Gal52 і Gal67 розбіжності між морфологічною ідентифікацією та генетичним баркодингом спричинені широкими межами модифікаційної мінливості ознак, які використовуються для визначення видової приналежності. Випадки помилкової ідентифікації *G. parviflora* та *G. quadriradiata* не є поодинокими і трапляються на різних частинах природного та адвентивного ареалів (Canne, 1977; Zhai et al, 2018).

Проведений аналіз не виявив залежності між географічною віддаленістю досліджених зразків та генетичною дистанцією між ними. Для *G. quadriradiata* всі зразки є близько-спорідненими, включно із зразком Gal57 із найбільш віддаленого локалітету у Португалії. Також, зразки *G. parviflora* з різних регіонів України, напр., Gal66, Gal67, Gal68, Gal75 та Gal76, виявились найбільш спорідненими (рис. 4 та 5). Слід зазначити, що така ситуація, коли певний генотип має широке географічне розповсюдження та, водночас, на спільній території зустрічаються різні генотипи, є типовою для інвазійних видів і пов'язана з їх розповсюдженням внаслідок діяльності людини (Smith et al, 2020).

Висновки. Аналіз результатів ISSR-баркодингу показує низьке генетичне різноманіття популяцій *G. quadriradiata* з України та інших європейських країн. Водночас, рівень генетичного різноманіття у популяціях *G. parviflora* є суттєво вищим. У популяціях *G. parviflora* певні генотипи мають широке географічне розповсюдження та, водночас, різні генотипи зустрічаються на спільній території. Серед досліджених зразків виявлено де-

кілька форм гібридної природи, які імовірно походять від гібриду між *G. parviflora* та *G. quadriradiata* внаслідок наступних зворотних схрещувань з одним із батьківських видів.

Автори виражають подяку Олені Валуці, Юліану Гавриліву, Валентину Кліщу, Людмилі Козуб, Аліні Михальчук, Ліані Онук, Олені Погореловій, Маргариті Середенко, Анні Тинкевич, Олені Тинкевич, Лесі Яворській та Дмитру Якушенку за наданий рослинний матеріал.

Дотримання етичних стандартів. Ця стаття не містить будь-яких досліджень за участю людей і хребетних тварин в якості об'єктів дослідження.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Дослідження проводились за фінансової підтримки Міністерства освіти і науки України (грант № 0124U000591).

GENETIC DIVERSITY OF UKRAINIAN POPULATIONS OF INVASIVE SPECIES OF THE GENUS *GALINSOGA* ASSESSED BY ISSR-MARKERS

Y.O. Tynkevich, K.H. Blyzniuk, Y.I. Ivanovych, N.M. Roshka, A.I. Tokaryuk, A.Y. Shelyfist, R.A. Volkov

Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, Kotsiubynsky str. 2, 58012 Chernivtsi, Ukraine
Department of Forest Mycology and Plant Pathology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden

E-mail: r.volkov@chnu.edu.ua

Two species of the genus *Galinsoga*, *G. parviflora* Cav. and *G. quadriradiata* Ruiz & Pav., are among the most successful invasive plants causing significant damage to natural and agroecosystems. Their natural distribution range extends from North to South America, and the adventitious part of the range includes all continents except Antarctica. Despite the practical importance of *G. parviflora* and *G. quadriradiata*, the genetic diversity of European populations of these species remains unexplored. In this work, we used ISSR markers to study Ukrainian populations of *G. parviflora* and *G. quadriradiata* and compared them with plants from Poland, Lithuania and Portugal. The results obtained indicate the low genetic diversity (Shannon index $H' = 0.124$) of *G. quadriradiata* populations, which is probably due to the small size of the original population introduced to the Old World from America. At the same time, the level of genetic diversity in *G. parviflora* populations is significantly higher ($H' = 0.254$). Some

genotypes of *G. parviflora* have a wide geographical distribution, and at the same time, different genotypes occur in the same area. The data obtained are in good agreement with the hypothesis that escape from botanical gardens is the main source of origin of invasive species of the genus *Galinsoga*. Among the samples examined, several forms of hybrid nature were found, probably originating from a hybrid between *G. parviflora* and *G. quadriradiata* as a result of subsequent backcrossing with one of the parent species.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- AL-Kiyam MA, Shibli RA, Zatimeh A, Tahtamouni RW, AlQudah TS, Hassan S (2024) Evaluation of genetic diversity in jordanian *Solanum nigrum* plants and genetic stability of *in vitro* grown plant using (AFLP) technique. *Jordan J Biol Sci* 17(1). <https://doi.org/10.54319/jjbs/170111>
- Baldwin BG, Wessa BL, Panero JL (2002) Nuclear rDNA evidence for major lineages of helenioid *Heliantheae* (Compositae). *Syst Bot* 27(1):161–198. <https://doi.org/10.1043/0363-6445-27.1.161>
- Bublyk O, Andreev I, Kalendar R, Spiridonova K, Kunakh V (2013) Efficiency of different PCR-based marker systems for assessment of *Iris pumila* genetic diversity. *Biol* 68(4):613–620. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0192-4>
- Canne JM (1976) The systematics of the genus *Galinsoga* (Compositae: Heliantheae). The Ohio State University
- Canne JM (1977) A revision of the genus *Galinsoga* (Compositae: Heliantheae). *Rhodora* 79(819):319–389
- Canne JM (1983). Cytological and morphological observations in *Galinsoga* and related genera (Asteraceae). *Rhodora* 85(843):355–366
- China Plant BOL Group; Li DZ, Gao LM, Li HT, Wang H, Ge XJ, Liu JQ, Chen ZD, Zhou SL, Chen SL, Yang JB, Fu CX, Zeng CX, Yan HF, Zhu YJ, Sun YS, Chen SY, Zhao L, Wang K, Yang T, Duan GW (2011) Comparative analysis of a large dataset indicates that internal transcribed spacer (ITS) should be incorporated into the core barcode for seed plants. *Proc Nat Acad Sci USA* 108(49):19641–19646. <https://doi.org/10.1073/pnas.1104551108>
- Damalas CA (2008) Distribution, biology, and agricultural importance of *Galinsoga parviflora* (Asteraceae). *Weed Biol Manage* 8(3):147–153. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2008.00290.x>
- de Tomás C, Vicient CM (2023) The genomic shock hypothesis: genetic and epigenetic alterations of transposable elements after interspecific hybridization in plants. *Epigenomes* 8(1):2. <https://doi.org/10.3390/epigenomes8010002>
- Domblides A, Domblides E (2023) Rapid genetic assessment of carrot varieties based on AFLP analysis. *J Hortic* 9(3):298. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9030298>
- Duistermaat H, Gottschlich G, Kadereit J, Kilian N, Rottensteiner WK, Uhlemann I, Vitek E, Vogt R, Wagenitz G (2014) Asteraceae Dumort. – Körbchenblütler. In *Exkursionsflora für Istrien* (pp. 770–774). Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten
- Earl DA, von Holdt BM (2012) STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conserv Genet Resour* 4:359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
- Galera H, Sudnik-Wyjcikowska B (2010) Central European botanic gardens as centres of dispersal of alien plants. *Acta Soc Bot Pol* 79(2):147–156
- Galinsoga Ruiz & Pav. in GBIF Secretariat (2023) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2024-08-14.
- Ghaffarian S, Mohammadi SA (2023). Genetic diversity and population structure of *Melissa officinalis* L. from Iran as revealed by retrotransposon insertional polymorphism. *Genet Resour Crop Evol* 70(8):2521–2532. <https://doi.org/10.1007/s10722-023-01580-1>
- Gill BA, Musili PM, Kurukura S, Hassan AA, Goheen JR, Kress WJ, Kuzmina M, Pringle RM, Kartzinel TR (2019) Plant DNA-barcode library and community phylogeny for a semi-arid East African savanna. *Mol Ecol Resour* 19(4):838–846. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13001>
- Gopinathan MC, Babu CR (1982) Cytogenetics of *Galinsoga parviflora* Cav. and *G. ciliata* (Raf.) Blake, and their natural hybrids (Asteraceae). *New Phytol* 91(3):531–539. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1982.tb03331.x>
- Gui FR, Wan FH, Guo JY (2009) Determination of the population genetic structure of the invasive weed *Ageratina adenophora* using ISSR-PCR markers. *Russ J Plant Physiol* 56(3):410–416. Isolation of mutants 10.1134/S1021443709030157
- Haskell G, Marks GE (1952) Chromosome ecology of British *Galinsoga* species. *New Phytol* 51(3):382–387
- Heukels H, van der Meijden R (2005) *Heukels' Flora van Nederland 23e druk*. Wolters-Noordhoff
- Huangfu CH, Song XL, Qiang S (2009) ISSR variation within and among wild *Brassica juncea* populations: implication for herbicide resistance evolution. *Genet Resour Crop Evol* 56(7):913–924. <https://doi.org/10.1007/s10722-009-9410-x>
- Ivanovych Y, Volkov R (2018) Genetic relatedness of sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars from Ukraine determined by microsatellite markers. *J Hor-*

- tic Sci Biotechnol 93(1):64–72. <https://doi.org/10.1080/14620316.2017.1342568>
- Ivanovych YI, Udovychenko KM, Bublyk MO, Volkov RA (2017) ISSR-PCR fingerprinting of Ukrainian sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars. Cytol Genet 51(1):40–47. <https://doi.org/10.3103/s0095452717010066>
- Jursík M, Soukup J, Venclová V, Holec J (2003) Seed dormancy and germination of Shaggy soldier (*Galinsoga ciliata* Blake.) and Common lambsquarter (*Chenopodium album* L.). Plant Soil Environ 49(11):511–518. <https://doi.org/10.17221/4186-PSE>
- Kolter A, Gemeinholzer B (2021) Internal transcribed spacer primer evaluation for vascular plant metabarcoding. Metabarcoding Metagenomics 5:e68155. <https://doi.org/10.3897/mbmg.5.68155>
- Kress WJ, Wurdack KJ, Zimmer EA, Weigt LA, Janzen DH (2005) Use of DNA barcodes to identify flowering plants. Proc Natl Acad Sci 102(23):8369–8374. <https://doi.org/10.1073/pnas.0503123102>
- Kucewicz M, Gojlo E (2014) Influence of achene heteromorphism on life-cycle traits in the annual weed gallant soldier (*Galinsoga parviflora* Cav.). Flora 209(11):649–654. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.08.010>
- Landjeva S, Ganeva G, Korzun V, Palejev D, Chebotar S, Kudrjartsev A (2015) Genetic diversity of old bread wheat germplasm from the Black Sea region evaluated by microsatellites and agronomic traits. Plant Genet Resour 13(2):119–130. <https://doi.org/10.1017/S1479262114000781>
- Li XC, Qi SY, Yao J, Yang L (2015) Genetic diversity and differentiation of invasive plant *Galinsoga quadriradiata* populations in China. Chin J Ecol 34(12):3306–3312
- Liu RL, Yang YB, Lee BR, Liu G, Zhang WG, Chen XY, Song XJ, Kang JQ, Zhu ZH (2021) The dispersal-related traits of an invasive plant *Galinsoga quadriradiata* correlate with elevation during range expansion into mountain ranges. AoB Plants 13(3):plab008. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab008>
- Mykhaletskyi Y (2024) structureHarvesterWebRunner. GitHub. Retrieved September 16 from <https://github.com/yuremboo/structureHarvesterWebRunner>
- Nei M, Li W (1979) Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. Proc Natl Acad Sci USA 76(10):5269–5273. <https://doi.org/10.1073/pnas.76.10.5269>
- Peakall R, Smouse PE (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. Bioinformatics 28(19):2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
- Pelser PB, Kennedy AH, Tepe EJ, Shidler JB, Nordstam B, Kadereit JW, Watson LE (2010) Patterns and causes of incongruence between plastid and nuclear Senecioneae (Asteraceae) phylogenies. Am J Bot 97(5):856–873. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900287>
- Perrier X, Flori A, Bonnot F (2003) Data analysis methods. In P. Hamon, M. Seguin, X. Perrier, & J. C. Glaszmann (Eds.), Genetic diversity of cultivated tropical plants (pp. 43–76). Enfield: Science Publishers
- Pietrusiewicz J, Domaciuk M, Bednara J (2005) Different pathways of embryo sac development in *Galinsoga parviflora* Cav. Acta Biol Cracov, Ser Bot Supplement 47(1)
- Porebski S, Bailey LG, Baum BR (1997) Modification of a CTAB DNA extraction protocol for plants containing high polysaccharide and polyphenol components. Plant Mol Biol Rep 15(1):8–15. <https://doi.org/10.1007/BF02772108>
- POWO (2024) Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155(2):945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
- Pysek P, Prach K, Mandák B (1998) Invasions of alien plants into habitats of Central European landscape: an historical pattern. Plant invasions: ecological mechanisms and human responses: 23–32
- Rabokon AM, Blume RY, Sakharova VG, Chopei MI, Afanasieva KS, Yemets AI, Rakhmetov B, Pirko YV, Blume YB (2023) Genotyping of interspecific *Brassica rapa* hybrids implying β -tubulin gene intron length polymorphism (TBP/cTBP) assessment. Cytol Genet 57(6):538–549
- Rieseberg LH (2001) Chromosomal rearrangements and speciation. Trends Ecol Evol 16(7):351–358. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(01\)02187-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(01)02187-5)
- Rivera P, Villaseñor JL, Terrazas T, Panero JL (2021) The importance of the Mexican taxa of Asteraceae in the family phylogeny. J Syst Evol 59(5):935–952. <https://doi.org/10.1111/jse.12681>
- Smith AL, Hodkinson TR, Vilellas J et al (2020) Global gene flow releases invasive plants from environmental constraints on genetic diversity. Proc Natl Acad Sci USA 117(8):4218–4227. <https://doi.org/10.1073/pnas.1915848117>
- Smýkal P, Bačová-Kertesová N, Kalendar R, Corander J, Schulman AH, Pavelek M (2011) Genetic diversity of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L.) germplasm assessed by retrotransposon-based markers. Theor Appl Genet 122(7):1385–1397. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1539-2>

- Tommasi N, Biella P, Guzzetti L, Lasway JV, Njovu HK, Tapparo A, Agostinetto G, Peters MK, Steffan-Dewenter I, Labra M, Galimberti A (2021) Impact of land use intensification and local features on plants and pollinators in Sub-Saharan smallholder farms. *Agric Ecosyst Environ* 319(9):107560. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107560>
- Tunaitienė V, Naugžemys D, Patamsytė J, Žvingila D (2015) Gradient of genetic diversity of *Erigeron annuus* in the part of invasive European range. *Bota Lith* 21(2):81–88. <https://doi.org/10.1515/botlit-2015-0011>
- Twardovska MO, Drobyk NM, Mel'nyk VM, Konvalyuk II, Kunakh VA (2010) Genome variability of some *Gentiana* L. species in nature and in culture *in vitro*: RAPD-analysis. *Biopolym Cell* 26(6):499–507. <https://doi.org/10.7124/bc.00017A>
- Tynkevich YO, Shelyfist AY, Kozub LV, Hemleben V, Panchuk II, Volkov RA (2022) 5S ribosomal DNA of genus *Solanum*: molecular organization, evolution, and taxonomy. *Front Plant Sci* 13:852406. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.852406>
- Tynkevich YO, Yakobyshen DV, Cherkazianova AS, Shelyfist AY, Volkov RA (2024) Intragenomic polymorphism of the ITS1–5.8S–ITS2 region in invasive species of the genus *Reynoutria*. *Cytol Genet* 58(6): 536–546. <https://doi.org/10.3103/S0095452724060112>
- Varshney RK, Chabane K, Hendre PS, Aggarwal RK, Graner A (2007) Comparative assessment of EST-SSR, EST-SNP and AFLP markers for evaluation of genetic diversity and conservation of genetic resources using wild, cultivated and elite barleys. *Plant Sci* 173(6):638–649. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.08.010>
- Volkov RA, Borisjuk NV, Panchuk II, Schweizer D, Hemleben V (1999) Elimination and rearrangement of parental rDNA in the allotetraploid *Nicotiana tabacum*. *Mol Biol Evol* 16(3):311–320. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026112>
- Volkov RA, Kozeretska IA, Kyryachenko SS, Andreev IO, Maidanyuk DN, Parnikoza IY, Kunakh VA (2010) Molecular evolution and variability of ITS1–ITS2 in populations of *Deschampsia antarctica* from two regions of the maritime Antarctic. *Polar Sci* 4(3):469–478. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2010.04.011>
- Wang Z, Wang JE, Wang XM, Gao HW, Dzyubenko NI, Chapurin VF (2012) Assessment of genetic diversity in *Galega officinalis* L. using ISSR and SRAP markers. *Genet Resour Crop Evol* 59:865–873. <https://doi.org/10.1007/s10722-011-9727-0>
- Ward SM, Reid SD, Harrington J, Sutton J, Beck KG (2008) Genetic variation in invasive populations of yellow toadflax (*Linaria vulgaris*) in the western United States. *Weed Sci* 56(3):394–399. <https://doi.org/10.1614/WS-07-157.1>
- WFO World Flora Online (2023) Available from: <http://www.worldfloraonline.org/> (accessed 14 August 2024)
- Xu SZ, Li ZY, Jin XH (2018) DNA barcoding of invasive plants in China: A resource for identifying invasive plants. *Mol Ecol Resour* 18(1):128–136. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12715>
- Yang J, Tang L, Guan YL, Sun WB (2012) Genetic diversity of an alien invasive plant Mexican sunflower (*Tithonia diversifolia*) in China. *Weed Sci* 60(4):552–557. <https://doi.org/10.2307/23363042>
- Yavorska O (2008) New records of some alien plants in the Kyiv urban area. *Visnyk of Lviv Univ Biology Series* 48:44–48.
- Ye WH, Li J, Cao HL, Ge XJ (2003) Genetic uniformity of *Alternanthera philoxeroides* in South China. *Weed Res* 43(4):297–302. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00346.x>
- Ye WH, Mu HP, Cao HL, Ge XJ (2004) Genetic structure of the invasive *Chromolaena odorata* in China. *Weed Res* 44(2):129–135. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2004.00381.x>
- Zhai Q, Wang WB, Qu B, Shao MN (2018) A supplementary study of two species of *Galinsoga* in the Liaoning Province. *Bull Bot Res* 38(3):338–342.
- Zhang Q, Ye JF, Le CT, Njenga DM, Rabarijaona NR, Omollo WO, Lu LM, Liu B, Chen ZD (2022) New insights into the formation of biodiversity hotspots of the Kenyan flora. *Divers Distrib* 28(12):2696–2711. <https://doi.org/10.1111/ddi.13624>
- Zhang WG, Song XJ, Petri L, Liu G, Chen XY, Liu RL, Huang FF, Zou JB, Zhu ZH (2024) Elevated nitrogen and co-evolution history with competitors shape the invasion process of *Galinsoga quadriradiata*. *J Plant Ecol* 17(4):rtae047. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtae047>

Надійшла в редакцію 25.10.2024
Після доопрацювання 05.11.2024
Прийнята до друку 18.01.2025