

ГЕНЕТИЧНИЙ ПОЛІМОРФІЗМ ІНВАЗІЙНИХ ВИДІВ ДАЛЕКОСХІДНОЇ ГРЕЧКИ (*REYNOUTRIA*) ЗА *matK* ТА *rpl32-trnL*(UAG) ДІЛЯНКАМИ ХЛОРОПЛАСТНОЇ ДНК

Ю.О. ТИНКЕВИЧ, А.С. ЧЕРКАЗЬЯНОВА, І.І. ЧОРНЕЙ, І.І. ПАНЧУК, Р.А. ВОЛКОВ

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича,
вул. Коцюбинського, 2, 58002, Чернівці, Україна

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

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

Важливою модельною системою для вивчення ролі генетичного різноманіття та гібридизації у інвазії рослин є комплекс видів роду *Reynoutria* Houtt. (далекосхідна гречка). В межах вторинного ареалу поширені два види цього роду, *R. japonica* Houtt. та *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai, а також похідні від них гексаплоїд *R. × bohemica* Chrtek and Chrtková та тетраплоїд *R. × moravica* (Hodálová and Mered'a) Olshanskyi and Antonenko, які визнаються у статусі окремих видів. Генетичне різноманіття видів роду *Reynoutria* в Україні залишається майже не дослідженим з використанням молекулярних методів. В цій роботі ми визначили хлоропластні гаплотипи для зразків *R. japonica*, *R. sachalinensis* та *R. × bohemica* з України та інших країн Європи і зіставили їх із гаплотипами *Reynoutria* з первинного ареалу на території Китаю та Кореї. Генетичне різноманіття *R. japonica* з первинного ареалу виявилось значно вищим, порівняно із Європейськими зразками, які представлені переважно гаплотипом J1.1. Водночас, для території Східної Європи нами знайдені специфічні гаплотипи J1.2 та J1.3, які, ймовірно, виникли в результаті дивергенції хлоропластного геному в межах вторинного ареалу. З п'яти зразків, морфологічно ідентифікованих як *R. × bohemica*, три несуть гаплотип J1.1, що відповідає уявленню про участь *R. japonica* var. *japonica* в якості материнської форми при утворенні *R. × bohemica*. Поруч із цим, для двох зразків з альпійського регіону Європи виявлений хлоропластний гаплотип, ідентичний до *R. sachalinensis*. Ймовірно, ці зразки являють собою інший гібридогенний вид *R. × moravica*. Отже, використання ділянок хлоропластної ДНК є важливим для встановлення донорів материнських субгеномів у гібридних форм роду *Reynoutria*.

Ключові слова: генетичний поліморфізм, біоінформаційний аналіз, молекулярна геноміка, молекулярна еволюція та філогенія, хлоропластна ДНК.

Вступ. Наприкінці ХХ ст. негативний вплив адвентивних організмів на екологічну безпеку перетворився на проблему світового масштабу. Інвазія чужорідних видів часто завдає істотної шкоди екосистемам, веде до суттєвих втрат біорізноманіття і може становити пряму загрозу для здоров'я людей (Perrings et al., 2009; Hall, 2019). Особливо небезпечною є інвазія рослин, оскільки вони володіють здатністю до трансформації екосистем, в які проникають (Molofsky et al., 2014). Причини, які обумовлюють еволюційний успіх інвазійних видів, залишаються не до кінця зрозумілими. При інтродукції на нові території адвентивні види часто проходять так зване «пляшкове горло», наслідком чого мало би бути зниження їх генетичного різноманіття. Тим не менш, це часто не зменшує їх потенціал конкурувати із представниками аборигенної флори (Estoup et al., 2016). Одним із механізмів, який може забезпечувати достатній рівень генетичного різноманіття інвазійних видів, є множинна інтродукція, внаслідок якої в межах вторинного ареалу відбувається контакт між рослинами із різних частин первинного ареалу (Roman & Darling, 2007; Kelager et al., 2013; Irimia et al., 2021). Додатковою причиною підвищення генетичного різноманіття може бути гібридизація, як між інвазійними та аборигенними, так і різними інвазійними видами (Musiał et al., 2020; Uemura et al., 2022; Tynkevich et al., 2025).

Важливою модельною системою для вивчення ролі множинної інтродукції та гібридизації у підтриманні генетичного різноманіття інвазійних рослин є комплекс видів роду *Reynoutria* Houtt. (далекосхідна гречка). Два види зі Східної Азії, *R. japonica* Houtt. та *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai, природний ареал яких перекривається на території Японії

© ІНСТИТУТ КЛІТИННОЇ БІОЛОГІЇ ТА ГЕНЕТИЧНОЇ ІНЖЕНЕРІЇ НАН УКРАЇНИ, 2025

та Сахаліну, вважаються одними із найбільш небезпечних інвазійних рослин, які впродовж останніх десятиріч широко розселилися по території Азії, Європи, Північної та Південної Америки, Австралії, Нової Зеландії, Південної Африки (Henderson and Wilson, 2017; GBIF, 2025; POWO, 2025). Історико-ботанічні та молекулярно-генетичні дослідження вказують на декілька подій інтродукції *R. japonica* у Китай, Європу та Північну Америку (Del Tredici, 2017; Tippery et al., 2021; Jugieau et al., 2024; Zhang et al., 2024). Зокрема, для популяцій з Північної Америки показані як пряма інтродукція з Японії, так і вторинні — з Європи (Tippery et al., 2021).

Гібридизація між октаплоїдною ($2n = 8x = 88$) формою *R. japonica* var. *japonica* та тетраплоїдною ($2n = 4x = 44$) формою *R. sachalinensis* в межах природного ареалу, а також на території Європи, Північної Америки, Австралії та Нової Зеландії неодноразово призводила до появи гексаплоїдних ($2n = 6x = 66$) гібридів, яких об'єднують під спільною таксономічною назвою *R. × bohemica* Chrtek and Chrtková (Mandák et al., 2003; Clements and Jones, 2021; Bailey and Wisskirchen, 2024). Припускають, що завдяки високій фертильності ці гібридні форми можуть розповсюджуватись суттєво швидше, ніж переважно стерильна батьківська форма *R. japonica* (Clements and Jones, 2021). Ще один нещодавно описаний тетраплоїдний ($2n = 4x = 44$) вид *R. × moravica* (Hodálová and Mered'a) Olshanskyi and Antonenko походить від гібридизації *R. sachalinensis* з тетраплоїдною *R. japonica* var. *compacta* (Hodálová et al., 2022). В Україні трапляються як вихідні батьківські види, так і міжвидовий гібрид *R. × bohemica* (Shevera, 2017; Olshanskyi and Antonenko, 2023). Також, показано існування інтрогресійних форм, які, ймовірно, походять від зворотних схрещувань міжвидових гібридів із батьківськими видами (Jugieau et al., 2024; Tynkevich et al., 2024). Використання морфологічних критеріїв часто призводить до помилкової ідентифікації гібридів та батьківських форм роду *Reynoutria* (Mered'a et al., 2019).

Ефективним підходом до таксономічної ідентифікації рослин та вивчення їх різноманітності є використання молекулярно-генетичних

методів, зокрема, генетичного профілювання (Ivanovych et al., 2017; Ivanovych and Volkov, 2018; Tynkevich et al., 2025) та SNP аналізу (Li et al., 2015; Ishchenko et al., 2018; Tynkevich and Volkov, 2019; Uemura et al., 2022). За останні роки з'явилась значна кількість робіт, в яких для характеристики інвазійних видів роду *Reynoutria* застосовано AFLP-, SCoT- та SRAP-маркери (Bzdega et al., 2016; Stafiniak et al., 2024), порівняння ділянок хлоропластної (Chen et al., 2022; Desjardins et al., 2023; Zhang et al., 2024) та ядерної ДНК (Tippery et al., 2021; Tippery et al., 2024; Tynkevich et al., 2024), а також повногеномний SNP аналіз (VanWallendael et al., 2021; Jugieau et al., 2024). Водночас, для українських популяцій *Reynoutria* із застосуванням молекулярно-генетичних методів наразі проаналізовано лише три зразки з Чернівецької області (Tynkevich et al., 2024).

Одним із найзручніших підходів для генетичного баркодингу рослин вважається використання ділянок хлоропластної ДНК (хпДНК) (Fazekas et al., 2008; Li et al., 2015; Tynkevich et al., 2023). Його перевагами є легкість ампліфікації та сиквенування, а також можливість порівняння отриманих послідовностей із послідовностями з баз даних, таких як GenBank. Однією із найбільш поліморфних ділянок хпДНК є спейсер між генами *rpl32-trnL* (UAG). Порівняння 34 потенційних хлоропластних баркодів засвідчило найвищий рівень інформативності (PIC) цієї ділянки для представників семи основних ліній Покритонасінних рослин (Shaw et al., 2007). Тим не менш, *rpl32-trnL* (UAG) досі не використовували у дослідженні представників роду *Reynoutria*. Натомість, для цих рослин у кількох роботах було успішно застосовано послідовності ділянки *matK* (Wen-Guang et al., 2008; Schuster et al., 2011; Tippery et al., 2021; Zhang et al., 2024). Для *Reynoutria* цей хлоропластний маркер виявився особливо інформативним (Park et al., 2018; Desjardins et al., 2023).

В цій роботі ми дослідили таксономічну належність та генетичний поліморфізм зразків інвазійних видів роду *Reynoutria* з території України, а також Німеччини, Польщі та Румунії з використанням двох ділянок хпДНК — *matK* і *rpl32-trnL* (UAG). Отримані результати ми порівняли із наявними в базі даних

GenBank сиквенсами цих ділянок для зразків із Західної та Північної Європи, Китаю та Кореї.

Матеріали і методи. Рослинний матеріал та виділення ДНК. Зразки рослин роду *Reynoutria* були відібрані з гербаріїв Чернівецького національного університету (CHER) та державного природознавчого музею м. Львів (LWS),

а також зібрані на території України, Німеччини, Польщі та Румунії впродовж 2024 року (табл. 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 додатко-

Таблиця 1. Географічне походження зразків рослин роду *Reynoutria*

Зразок	Географічне походження
<i>R. × bohemica</i>	
Rey-151	м. Київ, Україна
Rey-152	с. Немішаєве, Київська обл., Україна
Rey-ERR14029945	м. Гренобль, Овернь-Рона-Альпи, Франція
Rey-ERR14042767	не наводиться
Rey-ERR14042768	не наводиться
<i>R. sachalinensis</i>	
Rey-104	м. Хотин, Чернівецька обл., Україна
Rey-105	с. Путила, Чернівецька обл., Україна
Rey-115	м. Кременець, Тернопільська обл., Україна
Rey-NC_047446	о-ви Скелі Ліанкура, Республіка Корея
<i>R. japonica</i>	
Rey-1	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна
Rey-2	м. Тімішоара, Тіміш, Румунія
Rey-3	с. Мариничі, Чернівецька обл., Україна
Rey-6	с. Сілець, Львівська обл., Україна
Rey-26	м. Сторожинець, Чернівецька обл., Україна
Rey-28	с. Ясіня, Закарпатська обл., Україна
Rey-30	м. Ужгород, Закарпатська обл., Україна
Rey-31	м. Кременець, Тернопільська обл., Україна
Rey-33	м. Ромни, Сумська обл., Україна
Rey-43	с. Драгово, Закарпатська обл., Україна
Rey-50	м. Кельн, Північний Рейн-Вестфалія, Німеччина
Rey-111	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна
Rey-112	м. Сучава, Сучава, Румунія
Rey-113	м. Краків, Малопольське воєводство, Польща
Rey-ERR5554555	с. Гломфіорд, Нурланд, Норвегія
Rey-ERR13660063	с. Трефор, Гвінед, Уельс
Rey-ERR14046912	комуна Беретсвіль, кантон Цюріх, Швейцарія
Rey-SRR12829981	провінція Хубей, Китай
Rey-NC_057435	р-н Фуян, провінція Чжецзян, Китай
Rey-SRR24988768	м. Пекін, Китай
Rey-OK661148	Ботанічний сад м. Ухань, Китай
Rey-OP583946	м. Пекін, Китай
Rey-OP583947	м. Лічуань, провінція Хубей, Китай
Rey-OP583948	провінція Шаньдун, Китай
Rey-NC_059800	провінція Сичуань, Китай
Rey-MT955361	Китай
Rey-MK381448	Ботанічний сад Хантаек, м. Йонгін, Республіка Корея

Таблиця 2. Праймери, використані для ПЛР-ампліфікації

Назва праймера	Орієнтація праймера	Нуклеотидна послідовність	Температура гібридизації
matK			
matK-Rey-F	Прямий	5'-tagttattcgaatgtatcaacag-3'	57 °C
matK-5R	Зворотній	5'-gttctagcacaagaaagtcg-3'	
rpl32-trnL(UAG)			
rpL32-F	Прямий	5'-cagttccaaaaaacgtactt-3'	57 °C
trnL(UAG)	Зворотній	5'-ctgcttcctaagagcagcgt-3'	

во обробляли протеїназою K (Sigma-Aldrich, США) (Tynkevich et al., 2022).

Ампліфікація та сиквенування. Ділянку *rpl32-trnL(UAG)* ампліфікували за допомогою праймерів rpL32-F та trnL(UAG), комплементарних до фланкуючих фрагментів кодувальних ділянок відповідних генів (Shaw et al., 2007). Для ампліфікації *matK* застосували праймер matK-5R та новий, специфічний для *Reynoutria* праймер matK-Rey-F (табл. 2).

Реакційна суміш для ПЛР загальним об'ємом 30 мкл містила такі компоненти: 10–30 нг ДНК, 15 мкл 2× полімеразної суміші MyTaq™ HS Red Mix (Meridian Bioscience) та 15 пМ кожного з двох обраних праймерів. Результати ампліфікації перевіряли за допомогою електрофорезу у 2%-вому агарозному гелі. ПЛР-продукти очищали екстракцією хлороформом та сиквенували із застосуванням праймерів, використаних для ампліфікації. Сиквенування зразків проводили на фірмі LGC Genomics (Німеччина).

Перевірка якості, анотування нуклеотидних послідовностей та розрахунок рівня подібності послідовностей проводились з використанням програмного забезпечення Chromas та пакету програм DNASTAR 14 (Burland, 1999). Отримані послідовності депонували в базі даних GenBank під номерами, зазначеними в табл. 1.

Збирання послідовностей з використанням даних геномного сиквенування. Для аналізу були також використані повногеномні бібліотеки NGS сиквенування, які доступні в базі даних SRA (Sequence Read Archive, NCBI) для зразків роду *Reynoutria*. Референс-орієнтоване *de novo* збирання послідовностей хпДНК проводили методом графів де Брейна, реалізованого в про-

грамному забезпеченні GeneMiner (Xie et al., 2024). Були застосовані параметри за замовчуванням і значення bootstrap = 100. В якості референтних використовувались отримані нами послідовності *matK* і *rpl32-trnL(UAG)*.

Вирівнювання послідовностей та аналіз гаплотипів. Вирівнювання послідовностей обох ділянок проводили за допомогою програми MAFFT із застосуванням методу G-INS-i (Katoh & Standley, 2013). Програма MEGA11 була використана для оцінки параметрів молекулярного різноманіття, таких як варіабельні сайти та парсимоній-інформативні сайти (Tamura et al., 2021). Середня попарна подібність між послідовностями була визначена за допомогою програми Geneious Prime 2025.0. Мережу гаплотипів обраховували за алгоритмом median-joining в програмі POPART-1.7 (Leigh et al., 2015).

Результати та обговорення. Поліморфізм хлоропластної ДНК. Ділянки хлоропластного геному *matK* і *rpl32-trnL(UAG)* були сиквенувані для 15 зразків роду *Reynoutria* з України, а також двох зразків з Румунії та по одному з Німеччини і Польщі (табл. 1, рис. 1).

Наші пілотні експерименти показали, що використання пари універсальних праймерів, які застосовуються для ампліфікації ділянки *matK* у багатьох рослин (Ford et al., 2009), виявилось неефективним для *Reynoutria*. Відповідно, нами було розроблено нову комбінацію праймерів, matK-Rey-F і matK 5R, з яких matK-Rey-F є *Reynoutria*-специфічним. Це дозволило для більшості зразків успішно ампліфікувати та сиквенувати обрану ділянку *matK*, довжина якої коливалась від 1031 до 1039 нп. Показник успішності сиквенування *matK* склав

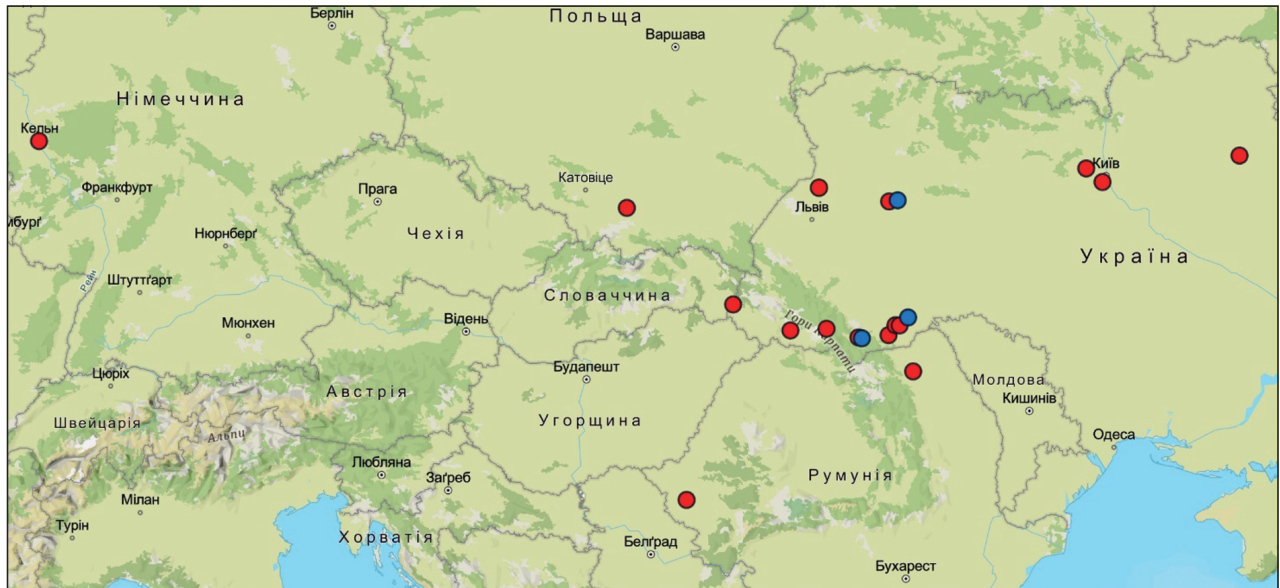


Рис. 1. Географічна локалізація досліджених рослин роду *Reynoutria*. Червоні та сині позначки відповідають хлоропластним гаплотипам *R. japonica* та *R. sachalinensis*, відповідно

майже 95 % і виявився близьким до такого для *rpl32-trnL*(UAG). Отже, для *matK* застосування специфічних праймерів видається більш ефективним, порівняно із універсальними праймерами, для яких успіх ампліфікації та сиквенування коливається від 50 до 88 % у різних груп рослин (Fazekas et al., 2008; Sun et al., 2012).

Для восьми зразків послідовності *matK* і *rpl32-trnL*(UAG) були зібрані із повногеномних бібліотек прочитань, наявних в SRA. Крім того, для порівняльного аналізу ми використали відповідні ділянки з дев'яти повних хлоропластних геномів, доступних у базі даних GenBank (табл. 1, 3).

Загальна довжина вирівнювання всіх отриманих послідовностей становила 1046 нп для *matK* та 914 нп для *rpl32-trnL*(UAG) (рис. 2). Для обох ділянок рівень середньої попарної подібності становив 99,5 % при 13 варіабельних позиціях у кожному вирівнюванні. При цьому, для *matK* виявлено 11 парсимоній-інформативних замін, порівняно із 8 для *rpl32-trnL*(UAG). Кількість інделів також була дещо більшою для *matK* (табл. 4).

Баркодинг таксонів роду *Reynoutria*. Для подальшого аналізу ми об'єднали обидві ділянки хпДНК у вирівнювання довжиною 1960 нп.

Аналіз отриманої матриці дозволив виділити три основні варіанти послідовностей. Перший варіант, названий нами J1, виявлений у всіх європейських зразках *R. japonica*, а також у трьох зразках *R. × bohemica* з території Європи. Другий варіант, J2 характерний для всіх проаналізованих зразків *R. japonica* з Китаю та Кореї. Третій варіант, S1 представлений трьома зразками *R. sachalinensis* з території України, а також двома зразками *R. × bohemica* з альпійського регіону Європи. Всі п'ять наявних послідовностей варіанту S1 ідентичні. З 20-и послідовностей варіанту J1 лише в трьох наявні одонуклеотидні індели. На відміну від цього, варіант J2 виявився значно більш поліморфним за рахунок як інделів, так і нуклеотидних замін. Відсоток ідентичних позицій для вирівнювання J2 становить 99,1, порівняно із 99,9 % таких позицій для варіанту J1. Послідовність *R. sachalinensis* з Кореї (табл. 1, 3) за розподілом нуклеотидних замін виглядає перехідною між варіантами J2 та S1 (рис. 2).

Для аналізу різноманіття гаплотипів хпДНК на основі об'єднаної матриці була обрахована median-joining мережа, яка включає 11 індивідуальних гаплотипів (рис. 3). Три гаплотипи відповідають варіанту J1. Варіант J2 представлений шістьма гаплотипами, з яких п'ять

відповідають окремим зразкам, а ще один ідентичний для п'яти зразків. Гаплотипи варіанту J2 відрізняють між собою від двох до чотирьох мутацій. Найбільша дистанція виявлена між

Таблиця 3. Інформація щодо використаних для аналізу послідовностей хпДНК

Зразок	Гаплотип	Номер у GenBank <i>rpl32-trnL(UAG)/matK</i>	Джерело
<i>R. bohemica</i>			
Rey-151	J1.1	PV107326/PV107349	Ця стаття
Rey-152	J1.1	PV107327/PV107350	Ця стаття
Rey-ERR14029945	J1.1	—	Ця стаття/PRJEB82787
Rey-ERR14042767	S1.1	—	Ця стаття/PRJEB82787
Rey-ERR14042768	S1.1	—	Ця стаття/PRJEB82787
<i>R. sachalinensis</i>			
Rey-104	S1.1	PV107328/PV107351	Ця стаття
Rey-105	S1.1	PV107329/PV107352	Ця стаття
Rey-115	S1.1	PV107330/PV107353	Ця стаття
Rey-NC_047446	S2.1	NC_047446	Raman et al., 2019
<i>R. japonica</i>			
Rey-1	J1.1	PV107312/PV107335	Ця стаття
Rey-2	J1.1	PV107313/PV107336	Ця стаття
Rey-3	J1.1	PV107314/PV107337	Ця стаття
Rey-6	J1.3	PV107315/PV107338	Ця стаття
Rey-26	J1.1	PV107316/PV107339	Ця стаття
Rey-28	J1.1	PV107317/PV107340	Ця стаття
Rey-30	J1.1	PV107318/PV107341	Ця стаття
Rey-31	J1.1	PV107319/PV107342	Ця стаття
Rey-33	J1.1	PV107320/PV107343	Ця стаття
Rey-43	J1.1	PV107321/PV107344	Ця стаття
Rey-50	J1.1	PV107322/PV107345	Ця стаття
Rey-111	J1.1	PV107323/PV107346	Ця стаття
Rey-112	J1.2	PV107324/PV107347	Ця стаття
Rey-113	J1.2	PV107325/PV107348	Ця стаття
Rey-ERR5554555	J1.1	—	Ця стаття/PRJEB43865
Rey-ERR13660063	J1.1	—	Ця стаття/PRJEB80041
Rey-ERR14046912	J1.1	—	Ця стаття/PRJEB82787
Rey-SRR12829981	J2.2	—	Ця стаття/PRJNA669519
Rey-NC_057435	J2.5	NC_057435	Ye et al., 2021
Rey-SRR24988768	J2.6	—	Ця стаття/Chen et al., 2023
Rey-OK661148	J2.1	OK661148	Zhang et al., 2022
Rey-OP583946	J2.1	OP583946	Chen et al., 2022
Rey-OP583947	J2.1	OP583947	Chen et al., 2022
Rey-OP583948	J2.1	OP583948	Chen et al., 2022
Rey-NC_059800	J2.1	NC_059800	—
Rey-MT955361	J2.4	MT955361	—
Rey-MK381448	J2.3	MK381448	Park et al., 2023

Примітка. Номери доступу та назви геномних проєктів NCBI: PRJEB82787 — «5107 genome skims from the Alpine vascular flora»; PRJEB43865 — «1500 genome skims from the Norwegian arctic vascular flora»; PRJEB80041 — «*Reynoutria japonica*, genomic and transcriptomic data»; PRJNA669519 — «Chloroplast of *Reynoutria japonica* Houtt».

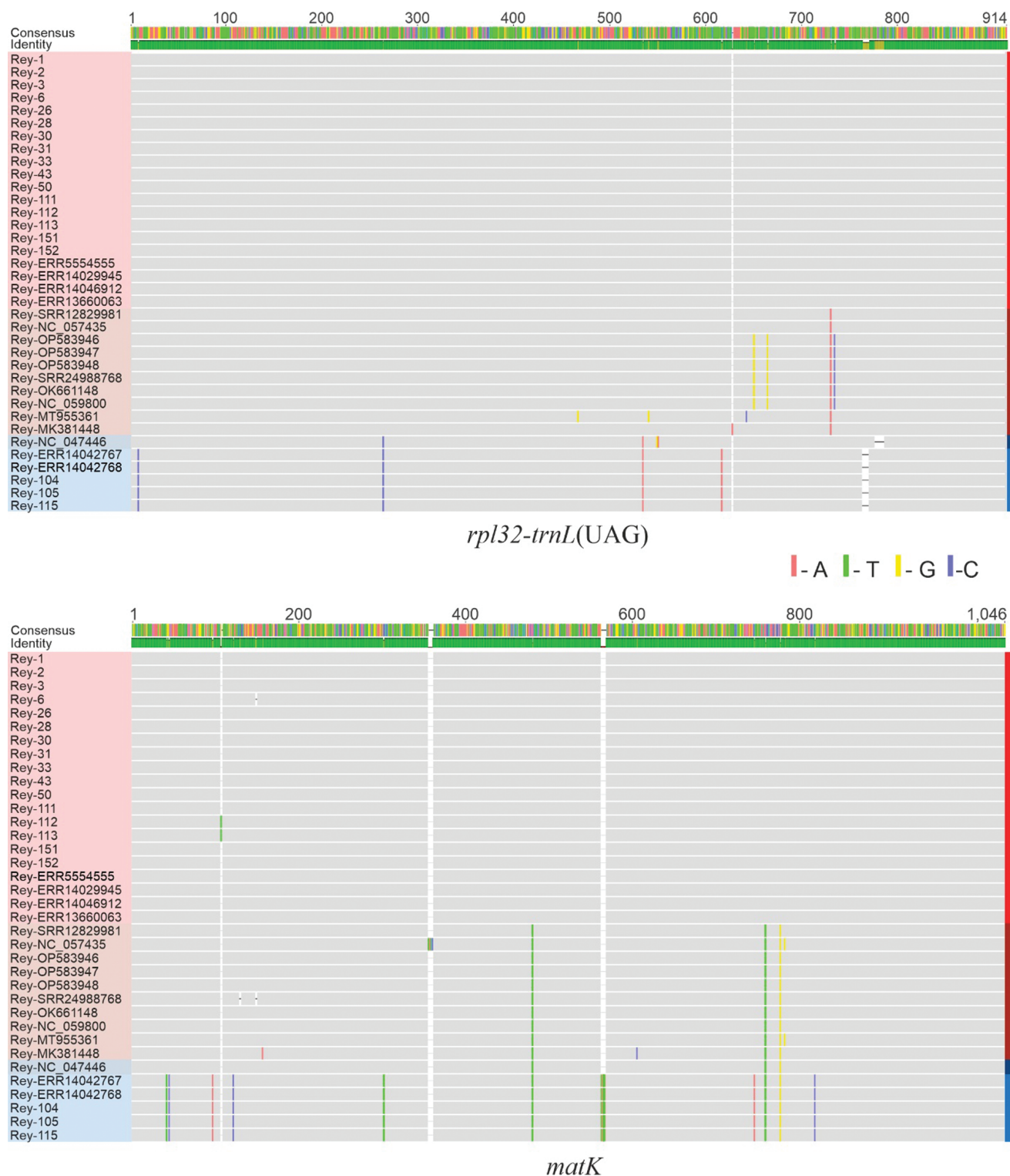


Рис. 2. Схеми вирівнювань нуклеотидних послідовностей ділянок хпДНК *matK* і *rpl32-trnL(UAG)*. Колір підкладки відповідає основним групам гаплотипів. Кольорові риси позначають позиції і тип нуклеотидних замін

Таблиця 4. Параметри ділянок хлоропластного геному та об'єднаної матриці

Параметр	<i>matK</i>	<i>rpl32-trnL</i> (UAG)	Об'єднана матриця
Кількість зразків	36	36	36
Кількість видів	3	3	3
Довжина вирівнювання, нп	1034	912	1946
Варіабельні нуклеотидні позиції	13	13	26
Парсимоній-інформативні позиції	11	8	19
Індели	5	3	8
Середня попарна подібність, %	99,5	99,5	99,5

двома гаплотипами *R. sachalinensis*. Зразок з Кореї відрізняється від зразків, які несуть гаплотип S1 14-а мутаціями. Цей корейський зразок представляє додекаплоїдну популяцію одного з віддалених вулканічних островів (Raman et al., 2019). На основі дослідження з використанням хлоропластних маркерів Park et al. (2018) припускають, що попередники островних популяцій *R. sachalinensis* захопили хлоропластний геном *R. japonica* при гібридизації з цим видом на території Японії.

Генетичний поліморфізм *Reynoutria* в межах первинного та вторинного ареалів. Відомо, що генетичне різноманіття адвентивних видів рослин є суттєво нижчим на території інвазії, порівняно із первинним ареалом (Estoup et al., 2016; Clements and Jones, 2021; Tynkevich et al., 2025). Проведене нами порівняння гаплотипів хпДНК підтверджує таку закономірність і для популяцій *R. japonica* з інвазійної частини ареалу у Європі та нативної — в Китаї і Кореї. Більшість зразків, від Східної України до Уельсу на заході континенту, володіють ідентичним гаплотипом за ділянками *matK* та *rpl32-trnL*(UAG). Три зразки із відмінним гаплотипом відрізняються на єдиний одонуклеотидний індел, який, можливо, є наслідком дивергенції вже в межах вторинного ареалу. Натомість, генетичне різноманіття у первинній частині ареалу виявилось значно вищим (рис. 3).

Отримані нами дані підтримують результати більшості попередніх молекулярно-генетичних досліджень поліморфізму європейських інвазійних популяцій *R. japonica*. Так, порівняння семи ділянок хпДНК, включаючи *matK*, показало існування єдиного гаплотипу

в Центральній та Східній Європі, на противагу семи гаплотипам в Північній Кореї, 12-и в Японії та 26-и в Китаї (Zhang et al., 2024). Також, наявність у Європі єдиного генотипу була показана з використанням аналізу ізоферментних спектрів (Mandák et al., 2005) та повногеномного RAD сиквенування (Jugieau et al., 2024). В цілому, такі результати говорять на користь гіпотези про інвазію єдиного клонального генотипу *R. japonica* var. *japonica* на території європейського континенту (Hollingsworth and Bailey, 2000). Тим не менш, у європейських популяціях цього виду виявлено певний рівень поліморфізму ядерного геному методами генетичного профілювання (Bzdega et al., 2016; Stafiniak et al., 2024). Крім того, для двох зразків *R. japonica*, Rey1 та Rey2 (табл. 1) раніше був показаний значний внутрішньогеномний поліморфізм ділянки ITS1-ITS2 35S рДНК (Tynkevich et al., 2024). Так, в їх геномах були знайдені варіанти ITS1-ITS2, характерні для інших таксонів цього роду, як-от, *R. forbesii* (Hance) T. Yamaz., Moldenke та *R. sachalinensis*. Ймовірно видається, що ці варіанти залишились в геномі *R. japonica* від множинних подій гібридизації ще в межах її первинного ареалу, і, можливо, знаходяться в різних хромосомних локусах цих октаплоїдних рослин. Крім того, Rey1 та Rey2 відрізнялись між собою за наявністю та відносним вмістом окремих варіантів ITS1-ITS2 (Tynkevich et al., 2024). Отже, наявні на сьогодні дані щодо генетичного поліморфізму *R. japonica* не дозволяють однозначно схилитися до версій множинної чи одиночної інтродукції цього виду на Європейський континент.

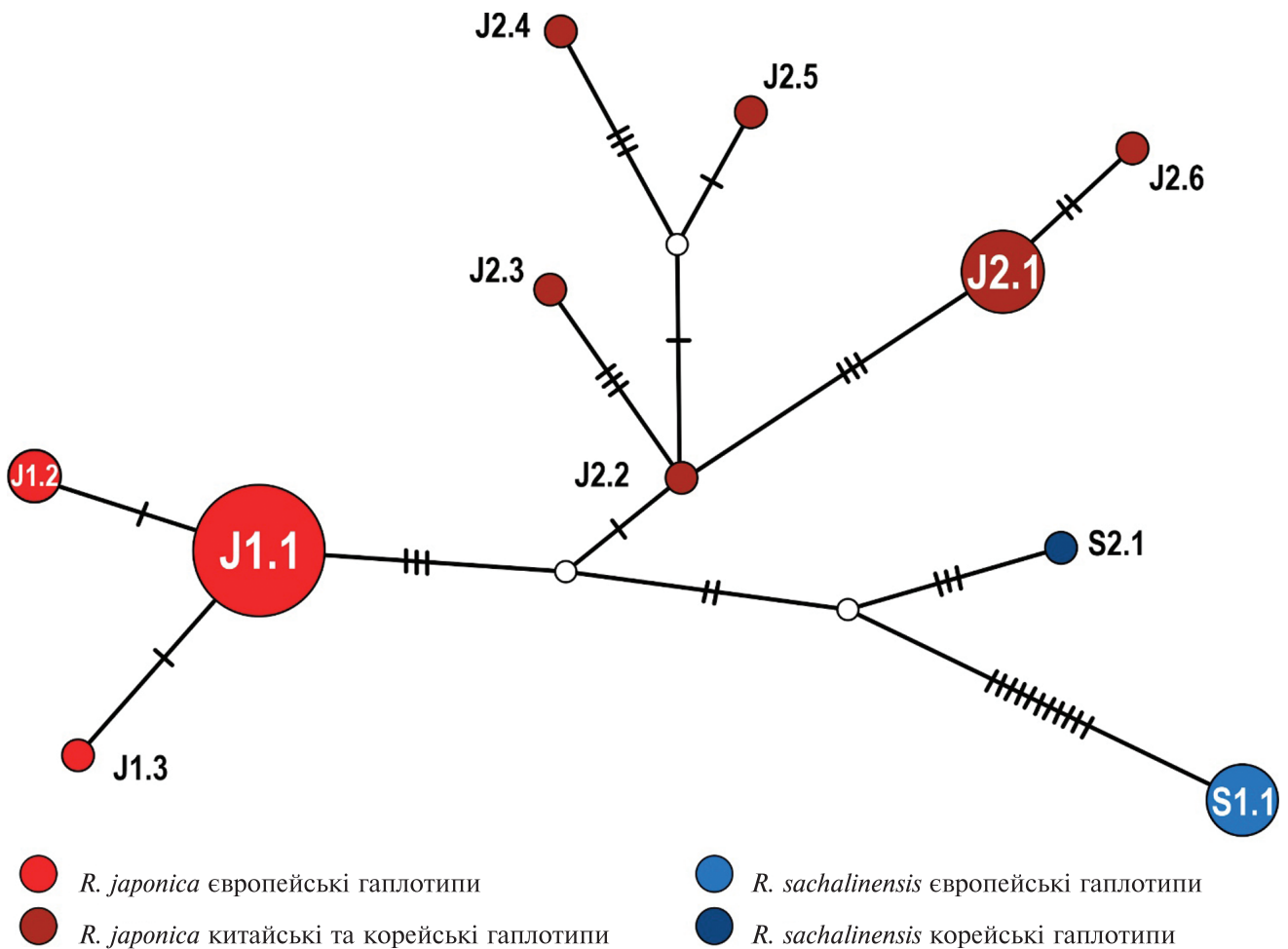


Рис. 3. Median-joining мережа хлоропластних гаплотипів, обрахована на основі порівняння нуклеотидних послідовностей *matK* та *rpl32-trnL*(UAG) хлоропластної ДНК зразків роду *Reynoutria*. Кожне коло являє собою унікальний гаплотип. Розмір кола пропорційний до кількості зразків із цим гаплотипом. Пусті кола відповідають гіпотетичним гаплотипам. Кількість рисок на гілках відповідає кількості мутацій, які відрізняють гаплотипи

Генетичний поліморфізм інвазійних популяцій *R. sachalinensis* вважається вищим, порівняно із *R. japonica* (Pashley et al., 2007; VanWallendael et al., 2021). Тим не менш, три досліджені нами зразки цього виду, зібрані на території України, мали однаковий гаплотип за хпДНК (рис. 2, 3). Проте, щоб робити остаточні висновки стосовно варіабельності хпДНК *R. sachalinensis* необхідно дослідити значно більше зразків.

Гібридизація в межах вторинного ареалу є надзвичайно важливою для успішної інвазії видів роду *Reynoutria*. Неодноразово показано, що гібридний таксон *R. × bohemica* перевершує батьківські форми за швидкістю роз-

повсюдження (Bímová et al., 2004; Parepa et al., 2014). Хоча *R. × bohemica* на сьогодні визнається як окремий вид (POWO, 2025; WFO 2025), під цією назвою об'єднують надзвичайно різноманітні гібриди *R. japonica* var. *japonica* та *R. sachalinensis*, які виникали у різний час на різних територіях. Різні популяції можуть відрізнятися за рівнем плоідності від 6× до 10×, хоча найбільш розповсюдженими є саме гексаплоїдні форми (Bailey et al., 2009). Також, були показані відмінності у співвідношенні генетичного матеріалу батьківських видів в геномах гібридів з різних популяцій (Jugieau et al., 2024). Вважається, що *R. japonica* var. *japonica* є материнською формою для

R. × bohemica, адже на європейському континенті розповсюджена тільки жіноча лінія цього виду. Це припущення було підтверджене за допомогою RFLP-аналізу хпДНК британських зразків *R. × bohemica* (Hollingsworth et al., 1999). Наші дані також показують, що всі зразки *R. × bohemica* з території України мають гаплотип хпДНК, ідентичний до європейських зразків *R. japonica* (рис. 2, 3). Водночас, послідовності хпДНК з геномів двох зразків з альпійського регіону Європи, анотовані як *R. × bohemica* в базі даних SRA, виявились ідентичними до *R. sachalinensis*. Можливою причиною цього є їх помилкова таксономічна ідентифікація. Ймовірно, вони представляють інший нещодавно описаний (Hodálová et al., 2022; Olshanskyi and Antonenko, 2023) гібридний таксон *R. × moravica* (Hodálová and Mered'a) Olshanskyi and Antonenko, який міг виникнути внаслідок реципрокної гібридизації між $4\times R. sachalinensis$ та $4\times R. japonica$ var. *compacta* (Hook. f.) (Hodálová et al., 2022).

Висновки. Аналіз хпДНК показує переважне поширення в Європі єдиного гаплотипу *R. japonica* — J1.1. Водночас, виявлені нами специфічні для території Східної Європи гаплотипи J1.2 та J1.3 ймовірно відображають дивергенцію хлоропластного геному в межах вторинного ареалу. Генетичне різноманіття зразків *R. japonica* з первинного ареалу на території Китаю та Кореї виявилось значно вищим і представлено шістьма гаплотипами. З п'яти зразків, морфологічно ідентифікованих як *R. × bohemica*, три несуть гаплотип J1.1, що підтверджує участь *R. japonica* var. *japonica* у якості материнської форми при утворенні *R. × bohemica*. Поруч із цим, для двох зразків з альпійського регіону Європи виявлений хлоропластний гаплотип, ідентичний до *R. sachalinensis*. Ймовірно, ці зразки являють собою інший гібридний вид *R. × moravica*. Отже, використання ділянок хлоропластної ДНК є важливим для встановлення донорів материнських субгеномів у гібридних форм роду *Reynoutria*.

Автори виражають подяку Олені Волюці, Андрію Новікову, Владиславу Мірутенко, Ігорю Ольшеванському, Ліані Онук, Івану Роману, Анні та Олені Тинкевич 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 POLYMORPHISM OF INVASIVE SPECIES OF KNOTWEED (*REYNOUTRIA*) ASSESSED BY THE *matK* AND *rpl32-trnL*(UAG) REGIONS OF CHLOROPLAST DNA

Y.O. Tynkevich, A.S. Cherkazianova,
I.I. Chorney, I.I. Panchuk, R.A. Volkov

Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University,
Kotsiubynsky str. 2, 58012 Chernivtsi, Ukraine
E-mail: r.volkov@chnu.edu.ua

An important model system for studying the role of genetic diversity and hybridization in plant invasions is the species complex of the genus *Reynoutria* Houtt. (Far Eastern buckwheat). Within the secondary distribution range, two species of this genus are widespread, *R. japonica* Houtt. and *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai, as well as their derivatives, the hexaploid *R. × bohemica* Chrték and Chrtková and the tetraploid *R. × moravica* (Hodálová and Mered'a) Olshanskyi and Antonenko, which are recognized as separate species. The genetic diversity of the species of the genus *Reynoutria* in Ukraine is still almost unexplored by molecular methods. In this work, we determined chloroplast haplotypes for samples of *R. japonica*, *R. sachalinensis* and *R. × bohemica* from Ukraine and other European countries and compared them with haplotypes of *Reynoutria* from the primary distribution range in China and Korea. The genetic diversity of *R. japonica* from the primary distribution range was significantly higher compared to European samples, which are mainly represented by the haplotype J1.1. At the same time, we identified haplotypes J1.2 and J1.3 specific to the Eastern European area, which probably arose as a consequence of the divergence of the chloroplast genome within the secondary distribution range. Of the five samples morphologically identified as *R. × bohemica*, three carry the haplotype J1.1, which is consistent with the idea that *R. japonica* var. *japonica* was involved as a maternal form in the formation of *R. × bohemica*. However, a chloroplast haplotype identical to *R. sachalinensis* was detected in two samples from the Alpine region of Europe. These samples likely represent another hybrid species of *R. × moravica*. Therefore, the use of chloroplast DNA

markers is important to determine the donor of maternal subgenomes in hybrid forms of the genus *Reynoutria*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Bailey, J.P., Bímová, K., and Mandák, B., Asexual spread versus sexual reproduction and evolution in Japanese knotweed *s.l.* sets the stage for the «Battle of the Clones», *Biol. Invasions*, 2009, vol. 11, pp. 1189–1203. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9381-4>
- Bímová, K., Mandák, B., and Kašparová, I., How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invasibility? *J. Veg. Sci.*, 2004, vol. 15, no. 4, pp. 495–504. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2004\)015\[0495:HDRIFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2004)015[0495:HDRIFT]2.0.CO;2)
- Burland, T.G., DNASTAR's Lasergene sequence analysis software, *Bioinform. Methods Protocols*, 1999, pp. 71–91. <https://doi.org/10.1385/1-59259-192-2:71>
- Bzdega, K., Janiak, A., Książczyk, T., Lewandowska, A., Gancarek, M., Sliwinska, E., and Tokarska-Guzik, B., A survey of genetic variation and genome evolution within the invasive *Fallopia* complex, *PLoS One*, 2016, vol. 11, no. 8, article e0161854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161854>
- Chen, J., Huang, T., Fan, H., Lin, F., Ma, H., Cao, J., et al., A comparative phylogenetic analysis on the chloroplast genome in different *Reynoutria japonica* populations, *Genes*, 2022, vol. 13, no. 11, p. 1979. <https://doi.org/10.3390/genes13111979>
- Chen, J., Ma, H., Fan, H., Lin, F., Chai, T., & Wang, H. De novo assembly and comparative analysis of the mitochondrial genome of *Reynoutria japonica*, *Front. Genet.*, 2023, vol. 14, pp. 1289811. <https://doi.org/10.3389/fgene.2023.1289811>
- Clements, D.R., and Jones, V.L., Rapid evolution of invasive weeds under climate change: present evidence and future research needs, *Front. Agron.*, 2021, vol. 3, pp. 664034. <https://doi.org/10.3389/fragro.2021.664034>
- Del Tredici, P., The introduction of Japanese knotweed, *Reynoutria japonica*, into North America, *J. Torrey Bot. Soc.*, 2017, vol. 144, no. 4, pp. 406–416. <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-17-00017.1>
- Desjardins, S.D., Bailey, J.P., Zhang, B., Zhao, K., and Schwarzacher, T., New insights into the phylogenetic relationships of Japanese knotweed (*Reynoutria japonica*) and allied taxa in subtribe Reynoutriinae (Polygonaceae), *PhytoKeys*, 2023, vol. 220, pp. 83–100. <http://dx.doi.org/10.3897/phytokeys.220.96922>
- Desjardins, S.D., Pashley, C.H., and Bailey, J.P., A taxonomic, cytological and genetic survey of Japanese knotweed *s.l.* in New Zealand indicates multiple secondary introductions from Europe and a direct introduction from Japan, *N. Z. J. Bot.*, 2023, vol. 61, no. 1, pp. 49–66. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2023.2162166>
- Estoup, A., Ravigné, V., Hufbauer, R., Vitalis, R., Gautier, M., and Facon, B., Is there a genetic paradox of biological invasion? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2016, vol. 47, no. 1, pp. 51–72. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032116>
- Fazekas, A.J., Burgess, K.S., Kesanakurti, P.R., Graham, S.W., Newmaster, S.G., Husband, B.C., et al., Multiple multilocus DNA barcodes from the plastid genome discriminate plant species equally well, *PLoS One*, 2008, vol. 3, no. 7, pp. e2802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002802>
- Ford, C.S., Ayres, K.L., Toomey, N., Haider, N., Van Alphen Stahl, J., Kelly, L.J., et al. Selection of candidate coding DNA barcoding regions for use on land plants, *Bot. J. Linn. Soc.*, 2009, vol. 159, no. 1, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00938.x>
- Hall, C.M., Biological invasion, biosecurity, tourism, and globalisation, in *Handbook of Globalisation and Tourism* (Edward Elgar Publishing, 2019), pp. 114–125. <https://doi.org/10.1080/19407963.2011.576868>
- Henderson, L., and Wilson, J.R., Changes in the composition and distribution of alien plants in South Africa: An update from the Southern African plant invaders atlas, *Bothalia*, 2017, vol. 47, no. 2, pp. 1–26. <https://doi.org/10.4102/abc.v47i2.2172>
- Hodalová, I., Mártonfiová, L., Skokanová, K., Španiel, S., and Meredá Jr, P., *Fallopia* × *moravica* (Polygonaceae), a new hybrid between *Fallopia compacta* and *F. sachalinensis*, *Phytotaxa*, 2022, vol. 572, no. 2, pp. 123–143. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.572.2.1>
- Hollingsworth, M.L., Bailey, J.P., Hollingsworth, P.M., and Ferris, C., Chloroplast DNA variation and hybridization between invasive populations of Japanese knotweed and giant knotweed (*Fallopia*, Polygonaceae), *Bot. J. Linn. Soc.*, 1999, vol. 129, no. 2, pp. 139–154. <https://doi.org/10.1006/bojl.1998.0206>
- Hollingsworth, M.L., and Bailey, J.P., Hybridisation and clonal diversity in some introduced *Fallopia* species (Polygonaceae), *Watsonia*, 2000, vol. 23, no. 1, pp. 111–122.
- Irimia, R.E., Hierro, J.L., Branco, S., Sotes, G., Cavieres, L.A., Eren, Ö., Lortie, C.J., French, K., Callaway, R.M., and Montesinos, D., Experimental admixture among geographically disjunct populations of an invasive plant yields a global mosaic of reproductive incompatibility and heterosis, *J. Ecol.*, 2021, vol. 109, no. 5, pp. 2152–2162. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13628>
- Ishchenko, O.O., Panchuk, I.I., Andreev, I.O., Kunakh, V.A., and Volkov, R.A., Molecular organization of 5S ribosomal DNA of *Deschampsia antarctica*, *Cytol. Genet.*, 2018, vol. 52, no. 6, pp. 416–421. <https://doi.org/10.3103/S0095452718060105>
- Ivanovych, Y., and Volkov, R. Genetic relatedness of

- sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars from Ukraine determined by microsatellite markers, *J. Hort. Sci. Biotech.*, 2018 vol. 93, no. 1, pp. 64–72. <https://doi.org/10.1080/14620316.2017.1342568>
- Ivanovych, Y.I., Udovychenko, K.M., Bublyk, M.O., and Volkov, R.A., ISSR-PCR fingerprinting of Ukrainian sweet cherry (*Prunus avium* L.) cultivars, *Cytol. Genet.*, 2017, vol. 51, pp. 40–47. <https://doi.org/10.3103/S0095452717010066>
- Jugieau, E., Talmot, V., Staentze, C., Noir, S., and Hardion, L., A knot of hybrids: Differentiating Asian knotweeds in North-Eastern France using genetic, cytological, and morphological data, *J. Sys. Evol.*, 2024, vol. 62, no. 6, pp. 1218–1226. <https://doi.org/10.1111/jse.13075>
- Katoh, K., and Standley, D.M., MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability, *Mol. Biol. Evol.*, 2013, vol. 30, no. 4, pp. 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
- Kelager, A., Pedersen, J.S., and Bruun, H.H., Multiple introductions and no loss of genetic diversity: invasion history of Japanese Rose, *Rosa rugosa*, in Europe, *Biol. Invasions*, 2013, vol. 15, pp. 1125–1141. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0354-3>
- Leigh, J.W., Bryant, D., and Nakagawa, S., POPART: full-feature software for haplotype network construction, *Methods Ecol. Evol.*, 2015, vol. 6, no. 9, pp. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
- Li, X., Yang, Y., Henry, R.J., Rossetto, M., Wang, Y., and Chen, S., Plant DNA barcoding: from gene to genome, *Biol. Rev.*, 2015, vol. 90, no. 1, pp. 157–166. <https://doi.org/10.1111/brv.12104>
- Mandák, B., Bímová, K., Pyšek, P., Štěpánek, J., and Plačková, I., Isoenzyme diversity in *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: escape from sterility by hybridization, *Plant Syst. Evol.*, 2005, vol. 253, pp. 219–230. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0316-6>
- Mandák, B., Pyšek, P., Lysák, M., Suda, J., Krahulcova, A., and Bímová, K., Variation in DNA-ploidy levels of *Reynoutria* taxa in the Czech Republic, *Ann. Bot.*, 2003, vol. 92, no. 2, pp. 265–272. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg141>
- Mered'a Jr, P., Koláriková, Z., and Hodálová, I., Cytological and morphological variation of *Fallopia* sect. *Reynoutria* taxa (Polygonaceae) in the Krivánska Malá Fatra Mountains (Slovakia), *Biologia*, 2019, vol. 74, no. 3, pp. 215–236. <http://doi.org/10.2478/s11756-018-00168-w>
- Molofsky, J., Keller, S.R., Laverigne, S., Kaproth, M.A., and Eppinga, M.B., Human-aided admixture may fuel ecosystem transformation during biological invasions: theoretical and experimental evidence, *Ecol. Evol.*, 2014, vol. 4, no. 7, pp. 899–910. <http://doi.org/10.1002/ece3.966>
- Musiał, K., Pagitz, K., Gudžinskas, Z., Łazarski, G., and Pliszko, A., Chromosome numbers in hybrids between invasive and native *Solidago* (Asteraceae) species in Europe, *Phytotaxa*, vol. 471, no. 3, pp. 273–282. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.471.3.8>
- Olshanskyi, I.G., and Antonenko, S.I., A new nomenclatural combination in *Reynoutria* (Polygonaceae), *Ukr. Bot. J.*, 2023, vol. 80, no. 2, pp. 133–135. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.02.133>
- Parepa, M., Fischer, M., Krebs, C., and Bossdorf, O., Hybridization increases invasive knotweed success, *Evol. Appl.*, 2014, vol. 7, no. 3, pp. 413–420. <https://doi.org/10.1111/eva.12139>
- Park, C.W., Bhandari, G.S., Won, H., Park, J.H., and Park, D.S., Polyploidy and introgression in invasive giant knotweed (*Fallopia sachalinensis*) during the colonization of remote volcanic islands, *Sci. Rep.*, 2018, vol. 8, no. 1, article 16021. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34112-4>
- Pashley, C.H., Bailey, J.P., and Ferris, C., Clonal diversity in British populations of the alien invasive giant knotweed, *Fallopia sachalinensis* (F. Schmidt) Ronse Decraene, in the context of European and Japanese plants, *Watsonia*, 2007, vol. 26, no. 3, pp. 359–372.
- Perrings, C., Mooney, H., and Williamson, M. (Eds.), *Bioinvasions and Globalization: Ecology, Economics, Management, and Policy* (OUP Oxford, 2009). <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199560158.001.0001>
- Porebski, S., Bailey, L.G., and Baum, B.R., Modification of a CTAB DNA extraction protocol for plants containing high polysaccharide and polyphenol components, *Plant. Mol. Biol. Rep.*, 1997, vol. 15, no. 1, pp. 8–15. <https://doi.org/10.1007/BF02772108>
- POWO, Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet, 2025. <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Raman, G., Park, K.T., Nam, G.H., Kwak, M., and Park, S., Characterization of the complete chloroplast genome sequence of the giant knotweed, *Fallopia sachalinensis* from the volcanic island Dokdo, Republic of Korea, *Mitochondrial DNA B*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 2972–2973. <https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1663769>
- Reynoutria* Houtt. in GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. accessed via GBIF org on 2025-01-12. <https://doi.org/10.15468/39omei>
- Roman, J., and Darling, J.A., Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions, *Trends Ecol. Evol.*, 2007, vol. 22, no. 9, pp. 454–464. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.07.002>
- Schuster, T.M., Wilson, K.L., and Kron, K.A., Phylogenetic relationships of *Muehlenbeckia*, *Fallopia*, and *Reynoutria* (Polygonaceae) investigated with chloroplast and nuclear sequence data, *Int. J. Plant*

- Sci., 2011, vol. 172, no. 8, pp. 1053–1066. <http://dx.doi.org/10.1086/661293>
- Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E., and Small, R.L., Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III, *Am. J. Bot.*, 2007, vol. 94 no. 3, pp. 275–288. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.275>
- Shevera, M.V. *Reynoutria* × *bohemica* (Polygonaceae), a potentially invasive species of the Ukrainian flora. *Ukr. Bot. J.*, 2017, vol. 74, no. 6, pp. 548–555.
- Shimai, H., Setoguchi, H., Roberts, D.L., and Sun, M., Biogeographical patterns and speciation of the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) inferred by phylogenetic analyses. *PLoS One*, 2021, vol. 16, no. 6, pp. e0252581. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0252581>
- Stafiniak, M., Bielecka, M., Kujawa, K., Jezierska-Domaradzaka, A., Pencakowski, B., Basiak, A., et al., Integrative morphological, phytochemical, and molecular identification of three invasive and medicinal *Reynoutria* species, *J. Syst. Evol.*, 2024. <http://doi.org/10.21203/rs.3.rs-5313980/v1>
- Sun, X.Q., Zhu, Y.J., Guo, J.L., Peng, B., Bai, M.M., and Hang, Y.Y., DNA barcoding the *Dioscorea* in China, a vital group in the evolution of monocotyledon: use of *matK* gene for species discrimination, *PLoS One*, 2012, vol. 7, no. 2, pp. e32057. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032057>
- Tamura, K., Stecher, G., and Kumar, S., MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Mol. Biol. Evol.*, 2021, vol. 38, no. 7, pp. 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Tippery, N.P., Olson, A.L., and Wendtlandt, J.L. Using the nuclear LEAFY gene to reconstruct phylogenetic relationships among invasive knotweed (*Reynoutria*, Polygonaceae) populations. *Invasive Plant Science and Management*, *Invasive Plant Sci. Manag.*, 2021, vol. 14, no. 2, pp. 92–100.
- Tippery, N.P., Sabol, M.M., Koehler, J.G., Topol, C.E., and Crossgrove, K., Assessing the genetic composition of invasive knotweeds (*Reynoutria*; Polygonaceae) using data from the first intron and second exon of the nuclear LEAFY gene, *Invasive Plant Sci. Manag.*, 2023, pp. 1–31. <http://doi.org/10.1017/inp.2024.36>
- Tynkevich, Y.O., and Volkov, R.A., 5S ribosomal DNA of distantly related *Quercus* species: molecular organization and taxonomic application, *Cytol. Genet.*, 2019, vol. 53, pp. 459–466. <https://doi.org/10.3103/S0095452719060100>
- Tynkevich, Y.O., Blyzniuk, K.H., Ivanovych, Y.I., Roshka, N.M., Tokaryuk, A.I., Shelyfist, A.Y., and Volkov, R.A., Genetic diversity of Ukrainian populations of invasive species of the genus *Galinsoga* assessed by ISSR-markers, *Cytol. Genet.*, 2025, vol. 59, no. 1, pp. 11–23. <https://doi.org/10.3103/S0095452725010141>
- Tynkevich, Y.O., Boychuk, S.V., Shelyfist, A.Y., Chorney, I.I., and Volkov, R.A., Molecular phylogeny and genetic diversity of Carpathian members of the genus *Muscari* inferred from plastid DNA sequences. *Cytol. Genet.*, 2023, vol. 57, no. 5, pp. 387–398. <https://doi.org/10.3103/S0095452723050079>
- Tynkevich, Y.O., Shelyfist, A.Y., Kozub, L.V., Hemleben, V., Panchuk, I.I., and Volkov, R.A., 5S ribosomal DNA of genus *Solanum*: molecular organization, evolution, and taxonomy, *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 13, art. 852406. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.852406>
- Tynkevich, Y.O., Yakobyshe, D.V., Cherkazianova, A.S., Shelyfist, A.Y., and Volkov, R.A., Intragenomic polymorphism of the ITS1–5.8S–ITS2 region in invasive species of the genus *Reynoutria*, *Cytol. Genet.*, 2024, vol. 58, pp. 536–546. <https://doi.org/10.3103/S0095452724060112>
- Uemura, R., Asakawa, A., Fujii, S., Matsuo, A., Suyama, Y., and Maki M. Can *Rumex madaio* (Polygonaceae) be threatened by natural hybridization with an invasive species in Japan, *Nord. J. Bot.*, 2022, vol. 2022, no. 5, pp. e03543. <https://doi.org/10.1111/njb.03543>
- VanWallendael, A., Alvarez, M., and Franks, S.J., Patterns of population genomic diversity in the invasive Japanese knotweed species complex, *Am. J. Bot.*, 2021, vol. 108, no. 5, pp. 857–868. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1669>
- Wen-Guang, Y.U., Shou-Jin, F.A.N., Chong-Mei, X.U., Li-Tao, Z.H.U., Yuan-Tong, H.O.U., Fu-Yu, L.I.N., and Fa-Zeng, L.I., Systematic position of *Reynoutria* and *Polygonum sibiricum* inferred from sequences of chloroplast *trnL-F* and *matK*, *J. Syst. Evol.*, 2008, vol. 46, no. 5, pp. 676–680. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1002.2008.00000>
- Xie, P., Guo, Y., Teng, Y., Zhou, W., and Yu, Y., GeneMiner: A tool for extracting phylogenetic markers from next-generation sequencing data, *Mol. Ecol. Res.*, 2024, vol. 24, no. 3, pp. e13924. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13924>
- Ye, X., Lin, J., Zhou, M., He, X., Yan, M., and Cheng, R. The complete chloroplast genome of the medicinal plant *Polygonum cuspidatum* (Polygonaceae) and its phylogenetic implications within the subfamily Polygonoideae, *Mitochondrial DNA Part B*, 2021, vol. 6, no. 4, pp. 1563–1565. <https://doi.org/10.1080/23802359.2021.1917313>
- Zhang, L., van Riemsdijk, I., Liu, M., Liao, Z., Cavé-Radet, A., Bi, J., et al., Biogeography of a global plant invader: From the evolutionary history to future distributions, *Glob. Change Biol.*, 2024, vol. 30, no. 12, pp. e17622. <https://doi.org/10.1111/gcb.17622>

Надійшла в редакцію 11.01.2025
Після доопрацювання 21.01.2025
Прийнята до друку 18.05.2025