

РОЗПОВСЮДЖЕННЯ ДВОХ ХЛОРОПЛАСТНИХ ГАПЛОТИПІВ ІНВАЗІЙНОГО БУР'ЯНУ РОЗРИВ-ТРАВА ЗАЛОЗИСТА (*IMPATIENS GLANDULIFERA*) В УКРАЇНІ ТА ІНШИХ КРАЇНАХ ЄВРОПИ

Ю.О. ТИНКЕВИЧ, Н.М. РОШКА, 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

Одним із найбільш відомих прикладів успішної інвазії рослин на Європейському континенті є стрімке поширення розрив-трави залозистої (*Impatiens glandulifera* Royle). Завезений до Європи з Гімалаїв у першій половині XIX-го сторіччя як садово-декоративна та медоносна рослина цей вид спочатку натуралізувався у Великій Британії, звідки він розселився по всій території Європи. Не дивлячись на активну інвазію *I. glandulifera* на території Східної Європи, генетичне різноманіття популяцій розрив-трави залозистої в цьому регіоні досі не досліджувалось. В цій роботі ми визначили варіанти двох ділянок хлоропластної ДНК (*хпДНК*), *trnS-G* і *rpl32-trnL* (*UAG*), які наявні у зразках *I. glandulifera* з України та порівняли їх із варіантами з території континентальної Європи і Великої Британії, а також із варіантами з Індії та Пакистану. Встановлено поширення по всій території континентальної Європи двох гаплотипів *I. glandulifera*, T1-R1 і T2-R2, які відрізняються за обома використаннями для аналізу ділянками *хпДНК*. Дивергенція цих двох гаплотипів відбулась ще в межах нативного ареалу. Різноманіття варіантів *хпДНК* *I. glandulifera* виявилось значно вищим у нативному, ніж в інвазійному ареалі. Розповсюдженість двох хлоропластних гаплотипів у Європі підтверджує гіпотезу множинної інтродукції *I. glandulifera*. Нерівномірне поширення двох гаплотипів T1-R1 і T2-R2 на території України може вказувати на прояв ефекту засновника.

Ключові слова: біоінформатичний аналіз, генетичний поліморфізм, молекулярна геноміка, молекулярна еволюція та філогенія, хлоропластна ДНК, *Impatiens*.

Вступ. Біологічна інвазія є одним із найбільш яскравих проявів еволюції, які доступні для спостереження у реальному часі. Для інвазійних видів у інвазійній (вторинній) частині ареалу характерне зменшення генетичного різноманіття завдяки проходженню через так

зване «пляшкове горло», а також зсуви у частотах алелів через ефекти генетичного дрейфу. Разом ці процеси здатні зменшувати адаптивний потенціал видів-завойовників (Vock et al., 2016). Проте, множинна інтродукція часто призводить до відновлення різноманіття завдяки змішуванню генотипів, які походять з різних частин нативного (первинного) ареалу (Kelager et al., 2013; Irimia et al., 2021). В деяких випадках це може навіть призводити до збільшення генетичного різноманіття в межах інвазійних популяцій рослин, порівняно із популяціями з нативного ареалу (Estoup et al., 2016; Smith et al., 2020). Ще одним фактором підтримання генетичного різноманіття є гібридизація із спорідненими видами, зокрема, аборигенними для територій інвазії (Uemura et al., 2022), або при одночасній інвазії кількох видів (Pargera et al., 2014; Tynkevich et al., 2024; Tynkevich et al., 2025a). Крім цього, вважається, що при інвазії можуть проявлятися приховані рецесивні мутації (Dlugosch et al., 2016) та прискорюватися рівень фіксації мутацій *de novo* (Exposito-Alonso et al., 2018). Разом ці фактори здатні забезпечувати високий рівень генетичного різноманіття, достатній для успішної колонізації нових територій (Estoup et al., 2016; Smith et al., 2020).

Одним із найбільш відомих прикладів успішної інвазії є стрімке поширення розрив-трави залозистої (*Impatiens glandulifera* Royle). Цей вид почали завозити до Європи з його батьківщини у Гімалаях у першій половині XIX-го сторіччя як садово-декоративну та медоносну рослину (Rušek and Prach, 1995). Перші випадки натуралізації були зафіксовані у Великій Британії (Beerling and Perrins, 1993). Після цього *I. glandulifera* розселився по всіх

помірних і північних територіях Євразії та Північної Америки та локально поширився у Південній Америці, Африці і Новій Зеландії (POWO, 2025). Надаючи перевагу вологим місцезростанням, розрив-трава залозиста поширюється переважно руслами річок (Rušek and Prach, 1995). Проте, особливо останнім часом, все частіше спостерігається колонізація рудеральних та лісових екосистем (Čuda et al., 2020; Tanner and Gange, 2020). В Україні розрив-трава залозиста знаходиться в процесі активної інвазії та становить небезпеку як вид-трансформер природних та антропогенних біоценозів (Dubyna et al., 2019).

Для аналізу генетичного різноманіття *I. glandulifera* в інвазійній частині ареалу використовувались переважно мікросателітні маркери. Так, аналіз популяцій Західної Європи проведений Hagenblad et al. (2015) показав низький рівень різноманіття, порівняно як із аборигенними популяціями з території Кашміру (Індія), так і з переважною більшістю інших інвазійних рослин. Також автори вказують на наявність структурованості в межах інвазійного ареалу та істотну диференційованість популяцій *I. glandulifera* (Hagenblad et al., 2015). Подібні результати були отримані із використанням мікросателітних маркерів і для популяцій з Великої Британії (Walker et al., 2009; Love et al., 2013), Фінляндії, Канади (Nagy and Korpelainen, 2015) та Литви (Jocienė et al., 2022). Порівнявши генетичний поліморфізм *I. glandulifera* у 2011 та 2016 роках, Helsen et al. (2019) виявили зменшення генетичної диференціації між європейськими популяціями та збільшення їх локального різноманіття за цей проміжок часу завдяки потоку генів. Вважається, що структурованість популяцій *I. glandulifera* у Європі є наслідком як мінімум двох незалежних подій інтродукції та проявом ефекту засновника (Hagenblad et al., 2015). Множинна інтродукція *I. glandulifera* підтверджується і з використанням інших молекулярно-генетичних методів, зокрема, аналізом SNP та SilicoDArT маркерів (Korpelainen and Elshibli, 2021), а також ділянок хлоропластного геному (Kurose et al., 2020).

Не дивлячись на активну інвазію *I. glandulifera* на території України та значну небезпеку, яку цей вид становить для аборигенних

екосистем, генетичне різноманіття та походження українських популяцій розрив-трави залозистої досі не досліджувалось. Більше того, практично відсутні дані в цілому для Східної Європи, адже аналіз із використанням молекулярних методів досі був проведений лише для західних (Hagenblad et al., 2015; Kurose et al., 2020), центральних (Kupcinskiene et al., 2015) та північних (Nagy and Korpelainen, 2015; Korpelainen and Elshibli, 2021) регіонів континенту.

Одним із найбільш зручних інструментів для генетичних досліджень рослин є високомінливі послідовності хлоропластної ДНК (хпДНК). До переваг їх застосування належать легкість ампліфікації та сиквенування та можливість порівняння отриманих результатів із послідовностями, депонованими в базах даних, таких як GenBank (Li et al., 2015; Tynkevich et al., 2023). Порівняння 34 потенційних хлоропластних баркодів для представників семи основних ліній Покритонасінних рослин засвідчило найвищий коефіцієнт інформативності (PIC) послідовності *rpl32-trnL* (UAG) (Shaw et al., 2007). Раніше ця ділянка вже застосовувалась для аналізу генетичного різноманіття популяцій *I. glandulifera* в межах нативного та інвазійного ареалів та виявилась найбільш інформативною серед шести апробованих хлоропластних маркерів (Kurose et al., 2020). Зважаючи на це, її застосування для визначення гаплотипів українських зразків виглядає оптимальним. Інша обрана нами ділянка хпДНК, *trnS-G*, також належить до найбільш мінливих (Shaw et al., 2007). Вона не сиквенувалась раніше для зразків *I. glandulifera*, проте успішно застосовувалась для дослідження інших інвазійних рослин (Gaskin et al., 2013; Williams et al., 2020).

Отже, в цій роботі для оцінки генетичного різноманіття *I. glandulifera* з різних регіонів України ми визначили гаплотипи хпДНК досліджуваних зразків за двома ділянками — *trnS-G* і *rpl32-trnL* (UAG). Отримані результати ми порівняли із наявними в базі даних GenBank сиквенсами цих ділянок для зразків із Західної та Північної Європи, Індії та Пакистану.

Матеріали і методи. Рослинний матеріал та виділення ДНК. Зразки рослин *I. glandulifera*

були відібрані з гербаріїв Чернівецького національного університету (CHER) та державного природознавчого музею м. Львів (LWS), а також зібрані на території восьми областей України впродовж 2024 р. (табл. 1 та 3). Таксономічна приналежність зразків була визначена за морфологічними ознаками. Геномну ДНК виділяли з гербарних зразків цетавловим методом (Porebski et al., 1997). На стадії лізису зразки ДНК додатково обробляли протеїназою K (Sigma-Aldrich, США) (Tynkevich et al., 2022).

Ампліфікація та сиквенування. Ділянки хлоропластного геному *rpl32-trnL*(UAG) і *trnS-G* ампліфікували за допомогою праймерів (табл. 2), комплементарних до фланкуючих фрагментів кодувальних ділянок відповідних генів (Hamilton, 1999; Shaw et al., 2007).

Реакційна суміш для ПЛР загальним об'ємом 30 мкл містила такі компоненти: 20 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 електрофору 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 та розрахунків рівня подібності нуклеотидних послідовностей проводились з використанням програмного забезпечення Chromas 2.6.6 та Geneious Prime 2025.1. Отримані послідовності депонували в базі даних GenBank під номерами, зазначеними в табл. 1.

Таблиця 1. Використані для аналізу послідовності хпДНК

Зразок	Номер у GenBank/SRA		Джерело
	<i>trnS-G</i>	<i>rpl32-trnL</i> (UAG)	
Gla-1	PV600773	PV600794	Ця стаття
Gla-2	PV600774	PV600795	Ця стаття
Gla-3	PV600775	PV600796	Ця стаття
Gla-4	PV600776	PV600797	Ця стаття
Gla-10	PV600777	PV600798	Ця стаття
Gla-11	PV600778	PV600799	Ця стаття
Gla-12	PV600779	PV600800	Ця стаття
Gla-13	PV600780	PV600801	Ця стаття
Gla-14	PV600781	PV600802	Ця стаття
Gla-15	PV600782	PV600803	Ця стаття
Gla-16	PV600783	PV600804	Ця стаття
Gla-17	PV600784	PV600805	Ця стаття
Gla-18	PV600785	PV600806	Ця стаття
Gla-19	PV600786	PV600807	Ця стаття
Gla-20	PV600787	PV600808	Ця стаття
Gla-22	PV600788	PV600809	Ця стаття
Gla-23	PV600789	PV600810	Ця стаття
Gla-24	PV600790	PV600811	Ця стаття
Gla-25	PV600791	PV600812	Ця стаття
Gla-26	PV600792	PV600813	Ця стаття
Gla-27	PV600793	PV600814	Ця стаття
Gla-E05	ERR9122305		Ця стаття/PRJEB50489
Gla-E15	ERR3316115		Ця стаття/PRJEB22206
Gla-E20	ERR3313320		Ця стаття/PRJEB22206
Gla-E39	ERR5555039		Ця стаття/PRJEB43865
Gla-S61	SRR11908461		Ця стаття/PRJNA512907
Gla-N18	NC_044718		Cafa et al., 2020
Gla-M47	MK358447		Cafa et al., 2020

Продовження табл. 1

Зразок	Номер у GenBank/SRA		Джерело
	<i>trnS-G</i>	<i>rpl32-trnL(UAG)</i>	
Gla-L73	—	LC379773	Kurose et al., 2020
Gla-L74	—	LC379774	Kurose et al., 2020
Gla-L75	—	LC379775	Kurose et al., 2020
Gla-L76	—	LC379776	Kurose et al., 2020
Gla-L78	—	LC379778	Kurose et al., 2020
Gla-L79	—	LC379779	Kurose et al., 2020
Gla-L80	—	LC379780	Kurose et al., 2020
Gla-L81	—	LC379781	Kurose et al., 2020
Gla-L82	—	LC379782	Kurose et al., 2020
Gla-L83	—	LC379783	Kurose et al., 2020
Gla-L84	—	LC379784	Kurose et al., 2020
Gla-L85	—	LC379785	Kurose et al., 2020
Gla-L86	—	LC379786	Kurose et al., 2020
Gla-L87	—	LC379787	Kurose et al., 2020
Gla-L88	—	LC379788	Kurose et al., 2020
Gla-L89	—	LC379789	Kurose et al., 2020
Gla-L90	—	LC379790	Kurose et al., 2020
Gla-L91	—	LC379791	Kurose et al., 2020
Gla-L92	—	LC379792	Kurose et al., 2020
Gla-L94	—	LC379794	Kurose et al., 2020
Gla-L95	—	LC379795	Kurose et al., 2020
Gla-O38-48	—	OR799638-48	—

Примітка. Номери доступу та назви геномних проєктів NCBI: PRJEB50489 – «430 genome skims from the Alpine vascular flora»; PRJEB43865 – «1500 genome skims from the Norwegian arctic vascular flora»; PRJEB22206 – «25_Genomes_for_25_Years_of_Genomics»; PRJNA512907 – «DNA Zoo»

Збирання послідовностей з використанням даних геномного секвенування. Для аналізу були також використані повногеномні бібліотеки NGS секвенування, які доступні в базі даних SRA (Sequence Read Archive, NCBI) для зразків *I. glandulifera*. Референс-орієнтоване *de novo* збирання послідовностей хпДНК проводили методом графів де Брейна, реалізованим 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 *rpl32-trnL(UAG)* і *trnS-G*.

Вирівнювання послідовностей та аналіз гаплотипів. Вирівнювання послідовностей проводили за допомогою програми MAFFT із зас-

Таблиця 2. Праймери, використані для ПЛР-ампліфікації

Назва праймера	Орієнтація праймера	Нуклеотидна послідовність	Температура гібридизації, °C
<i>trnS-G</i>			
trnS (GCU)	Пряма	5'-gccgcttttagtcactcagc-3'	57
trnG (UCC)	Зворотна	5'-gaacgaatcacactttaccac-3'	
<i>rpl32-trnL(UAG)</i>			
rpL32-F	Пряма	5'-cagttccaaaaaacgtactt-3'	57
trnL (UAG)	Зворотна	5'-ctgcttcctaagagcagcgt-3'	

тосуванням методу G-INS-i (Kato and Standley, 2013). Для оцінки параметрів молекулярного різноманіття, таких як кількість варіабельних та парсимоній-інформативних сайтів, була застосована програма MEGA11 (Tamura et al., 2021). Середня попарна подібність між послідовностями була визначена з використанням програми Geneious Prime 2025.1. 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 *trnS-G* і *rpl32-trnL(UAG)* були сиквензовані для 21 зразку *I. glandulifera* з восьми областей України, від Харківської на сході до Закарпатської на заході (табл. 3).

Для п'яти зразків послідовності *trnS-G* і *rpl32-trnL(UAG)* були зібрані із наявних в SRA повногеномних бібліотек рідів. Крім того, для аналізу було використано відповідні ділянки з двох повних хлоропластних гено-

Таблиця 3. Варіанти хпДНК та географічне походження зразків

Зразок	Варіант хпДНК		Географічне походження
	<i>trnS-G</i>	<i>rpl32-trnL</i>	
Gla-1	T1	R1	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна
Gla-2	T1	R1	с. Глибока, Чернівецька обл., Україна
Gla-3	T2	R2	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна
Gla-4	T1	R1	м. Чернівці, Чернівецька обл., Україна
Gla-10	T1	R1	м. Харків, Харківська обл., Україна
Gla-11	T1	R1	м. Харків, Харківська обл., Україна
Gla-12	T2	R2	с. Ділове, Закарпатська обл., Україна
Gla-13	T2	R2	м. Ніжин, Чернігівська обл., Україна
Gla-14	T2	R2	м. Ніжин, Чернігівська обл., Україна
Gla-15	T2	R2	с. Мигалки, Київська обл., Україна
Gla-16	T2	R2	с. Немішаєве, Київська обл., Україна
Gla-17	T2	R2	м. Кам'янець-Подільський, Хмельницька обл., Україна
Gla-18	T2	R2	с. Суржинці, Хмельницька обл., Україна
Gla-19	T2	R2	с. Березове, Закарпатська обл., Україна
Gla-20	T2	R2	с. Сойми, Закарпатська обл., Україна
Gla-22	T2	R2	м. Дрогобич, Львівська обл., Україна
Gla-23	T2	R2	м. Дрогобич, Львівська обл., Україна
Gla-24	T2	R2	Міжгірський р-н, Закарпатська обл., Україна
Gla-25	T2	R2	с. Сторожниця, Закарпатська обл., Україна
Gla-26	T1	R1	м. Кременець, Тернопільська обл., Україна
Gla-27	T2	R2	с. Сторожниця, Закарпатська обл., Україна
Gla-E05	T1	R1	с. Серр'єр-ан-Шотань, Овернь-Рона-Альпи, Франція
Gla-E15	T1	R1	не наводиться
Gla-E20	T1	R3	не наводиться
Gla-E39	T2	R2	с. Мельвік, Тромс-ог-Финнмарк, Норвегія
Gla-S61	T1	R5.1	не наводиться
Gla-N18	T2	R2	с. Саннінггілл, Беркшир, Велика Британія
Gla-M47	T1	R4.1	Долина Ліддари, Джамму та Кашмір, Індія
Gla-L73	—	R5	Парк Гармонсворт Мур, Мідлсекс, Велика Британія
Gla-L74	—	R4	с. Джалкханд, Хайбер-Пахтунхва, Пакистан
Gla-L75	—	R5	м. Гаррогейт, Північний Йоркшир, Велика Британія
Gla-L76	—	R2.1	с. Тангмарг, Джамму та Кашмір, Індія
Gla-L78	—	R2	Долина Гауджес, Гімачал-Прадеш, Індія
Gla-L79	—	R2.2	Ушелина Горплі Клоу, Західний Йоркшир, Велика Британія
Gla-L80	—	R2	м. Кілкенні, Кілкенні, Ірландія
Gla-L81	—	R7	Дімаджан Догрі, Гімачал-Прадеш, Індія

Зразок	Варіант хпДНК		Географічне походження
	<i>trnS-G</i>	<i>rpl32-trnL</i>	
Gla-L82	—	R1	Ущелина Горплі Клоу, Вест-Йоркшир, Велика Британія
Gla-L83	—	R1	м. Бові Трейсі, Девон, Велика Британія
Gla-L84	—	R5	с. Сумадах Чун, Джамму та Кашмір, Індія
Gla-L85	—	R2	с. Норгам, Нортумберленд, Велика Британія
Gla-L86	—	R2	м. Лідс, Західний Йоркшир, Велика Британія
Gla-L87	—	R2	Велика Британія
Gla-L88	—	R5	с. Тандіані, Хайбер-Пахтунхва, Пакистан
Gla-L89	—	R1.1	Каганська долина, Хайбер-Пахтунхва, Пакистан
Gla-L90	—	R8	с. Соланг, Гімачал-Прадеш, Індія
Gla-L91	—	R6	с. Джібхі, Гімачал-Прадеш, Індія
Gla-L92	—	R6	Озеро Наран, Хайбер-Пахтунхва, Пакистан
Gla-L794	—	R1	м. Пахалгам, Джамму та Кашмір, Індія
Gla-L95	—	R1	парк Ньюбас Грандж, Дарем, Велика Британія
Gla-O38-48	—	R1, R1.2, R2	російська федерація

мів та 32 окремі послідовності ділянки *rpl32-trnL*(UAG), які доступні у базі даних GenBank (табл. 1, 3).

Загальна довжина вирівнювання всіх отриманих послідовностей становила 499 нп для *trnS-G* та 550 нп для *rpl32-trnL*(UAG) (рис. 2). Всі 28 проаналізованих послідовностей *trnS-G* відрізнялись між собою лише однією трансверсією (G/T) в позиції 437 вирівнювання. Для 60 послідовностей *rpl32-trnL*(UAG) рівень середньої попарної подібності становив 99,6 %. Відмінності між цими послідовностями обумовлені, зокрема, дев'ятьма інделами, з яких два пояснюються різною кількістю залишків у олігоадениновому мотиві в центральній частині вирівнювання. Максимальна довжина цього мотиву становить 12 нп, проте, у деяких зразках вона дорівнює лише 11 чи 10 залишкам аденину. Крім інделів, різниця між послідовностями пов'язана з п'ятинуклеотидною інверсією та п'ятьма нуклеотидними замінами, з яких три — парсимоній-інформативні (табл. 4). Цікаво, що всі нуклеотидні заміни в послідовностях *rpl32-trnL*(UAG) *I. glandulifera* представлені трансверсіями.

Аналіз варіантів хлоропластної ДНК *I. glandulifera*. Враховуючи різну кількість наявних для аналізу послідовностей для двох ділянок хлоропластного геному, ми аналізували їх окремо. Виявлені для *trnS-G* два варіанти послідовностей (T1 і T2) відрізняються між собою

однією трансверсією (рис. 1). Варіант T1 знайдений в геномах шести зразків з України, по одному зразку з Франції та Індії і у трьох зразків невідомого походження. Варіант T2 виявлено у інших 17 зразках, в тому числі — у 15 зразках з України та по одному з Норвегії і Великої Британії.

Серед усіх наявних послідовностей *rpl32-trnL*(UAG) спостерігається набагато більше варіантів (рис. 1), ніж для *trnS-G*. Отже, ми побудували для їх аналізу median-joining мережу (рис. 2), на якій візуалізуються 14 ідентифікованих та один гіпотетичний варіанти. Найбільш розповсюджені варіанти R1 та R2 знайдено у 18-ти та 27-и зразках, відповідно. Ці варіанти переважають у межах інвазійного ареалу: зокрема, їх виявлено у всіх зразках

Таблиця 4. Параметри досліджуваних ділянок хлоропластного геному

Параметр	<i>trnS-G</i>	<i>rpl32-trnL</i> (UAG)
Кількість зразків	28	60
Довжина вирівнювання, нп	499	550
Варіабельні нуклеотидні позиції	1	5
Парсимоній-інформативні позиції	1	3
Індели	0	9
Середня попарна подібність, %	99,9	99,6

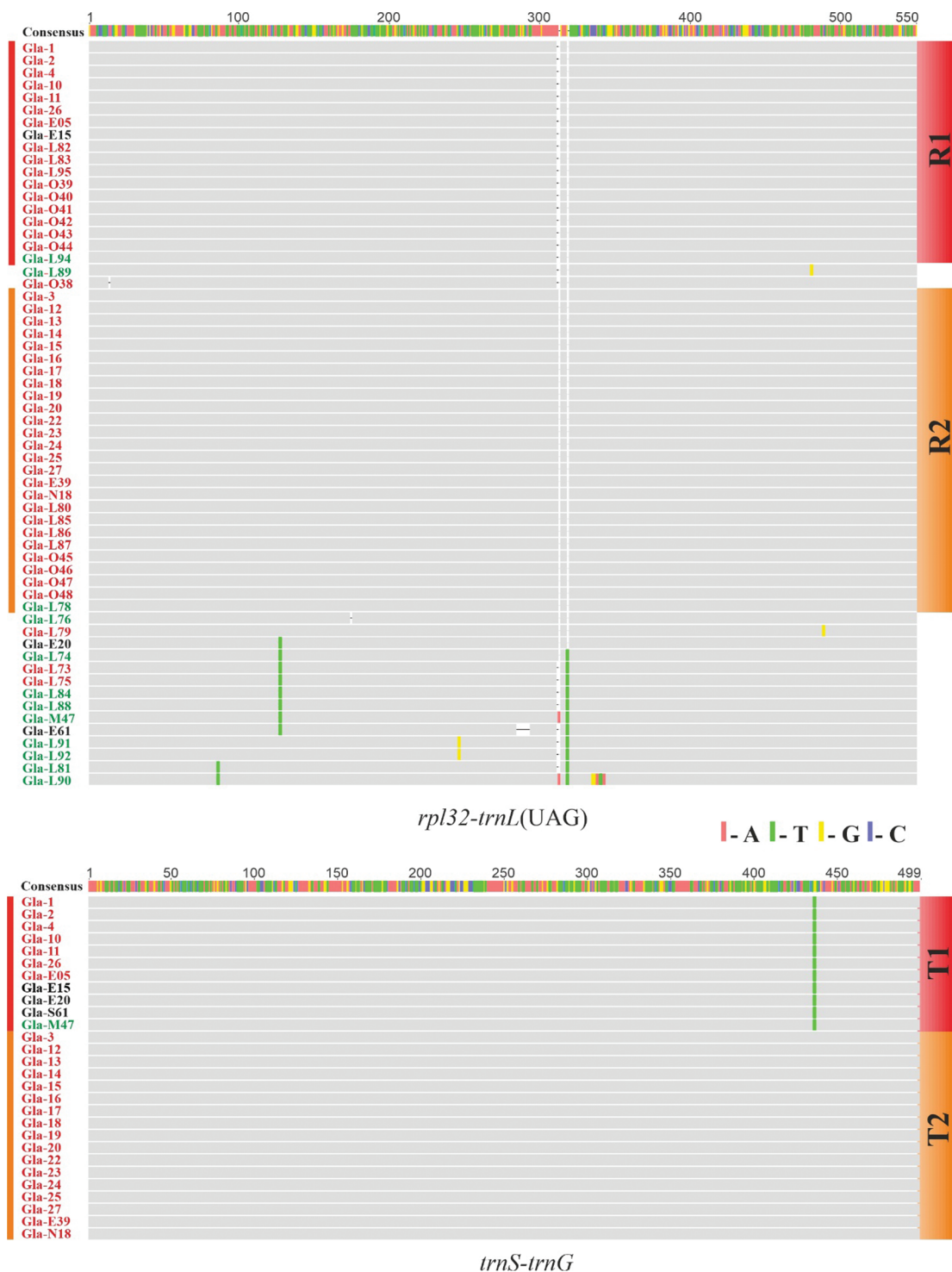


Рис. 1. Схеми вирівнювань нуклеотидних послідовностей ділянок хпДНК *rpl32-trnL(UAG)* і *trnS-G* *Impatiens glandulifera*. Назви зразків, які відповідають нативному та інвазійному ареалам, наведено зеленим та червоним кольорами, відповідно. Праворуч вказано належність зразків до найбільш розповсюджених варіантів кожної ділянки: R1, R2 та T1, T2

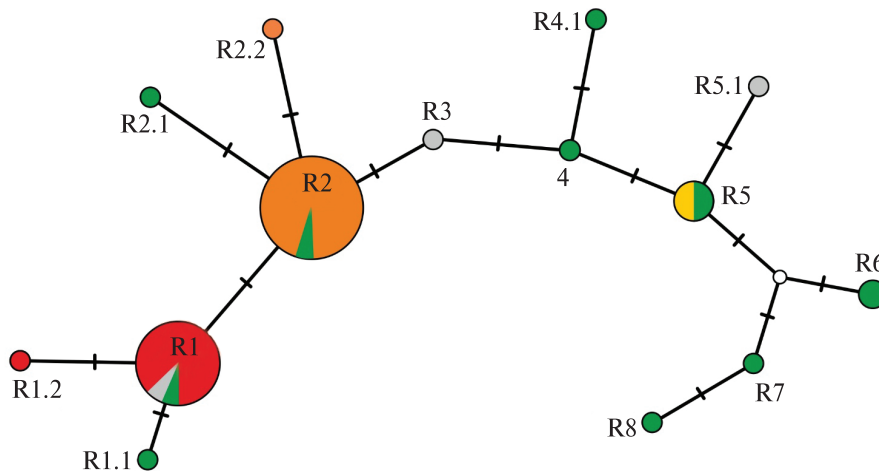


Рис. 2. Median-joining мережа варіантів послідовності *rpl32-trnL*(UAG) *Impatiens glandulifera*, які зображені як кола. Розмір кола пропорційний до кількості зразків із цим варіантом. Пусте коло представляє гіпотетичний варіант. Кольором представлено географічне походження зразків: червоний та помаранчевий – різні країни континентальної Європи та Велика Британія, жовтий – тільки Велика Британія, зелений – Індія та Пакистан, сірий – невідоме походження. Назви варіантів наведено цифрами. Кількість рисок на гілках відповідає кількості мутацій, які відрізняють варіанти

з України та інших країн континентальної Європи, більшості зразків з росії та Великої Британії. Також, по одному зразку з цих двох країн мають похідні варіанти R1.2 та R2.2, які відрізняються на один індел чи нуклеотидну заміну. Ще два похідні варіанти R1.1 і R2.1 представлені зразками з нативного ареалу, а саме з Пакистану та Індії. Крім того, по одному зразку з Індії мають варіанти R1 та R2. Серед решта восьми варіантів два (R3 і R5.1) знайдено у зразках невідомого походження, п'ять (R4, R4.1, R6, R7 і R8) – у зразках з Індії та Пакистану і ще один (R5) – у двох зразках з нативного та двох зразках з інвазійного (Велика Британія) ареалів.

Для 27 зразків, для яких доступні послідовності обох ділянок хпДНК, порівняння розподілу варіантів (рис. 1) показало, що 11 зразків із варіантом T1 за *trnS-G* мають чотири різних (R1, R3, R4.1, R5.1) варіанти *rpl32-trnL*(UAG). В той же час, усі 17 зразків із варіантом T2 за *trnS-G* мають варіант R2 за *rpl32-trnL*(UAG). Ці результати свідчать, що варіант T1 послідовності *trnS-G* є предковим, а варіант T2 – його похідним.

Для всіх проаналізованих зразків з території континентальної Європи варіанти T1 та T2

однозначно поєднуються в хлоропластному геномі, відповідно, із варіантами R1 та R2. В подальшому ці поєднання варіантів за двома ділянками хпДНК ми будемо називати гаплотипами T1-R1 і T2-R2.

Генетичний поліморфізм I. glandulifera в межах нативного та інвазійного ареалів. Значно вище різноманіття варіантів *rpl32-trnL*(UAG), яке знайдене нами для зразків з Індії та Пакистану порівняно із європейськими зразками (табл. 3, рис. 2), очікувано засвідчує вищий рівень генетичного поліморфізму *I. glandulifera* у нативній частині ареалу. Проте, у межах інвазійного ареалу у Європі поліморфізм хпДНК *I. glandulifera* є вищим, ніж у багатьох інших видів інвазійних рослин, як-от, *Elodea canadensis* Michx. і *E. nuttallii* (Planch.) H.St. John (Huotari and Korpelainen, 2013), *Reynoutria japonica* Houtt. і *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai (Tynkevich et al., 2025b) та *Hygrophila polysperma* (Roxb.) T. Anderson (Mukherjee et al., 2016), які представлені лише одним широко розповсюдженим хлоропластним гаплотипом.

Наявність на території континентальної Європи двох різних гаплотипів хпДНК *I. glandulifera* підтверджує гіпотезу про як мінімум дві події інтродукції цієї інвазійної рослини у

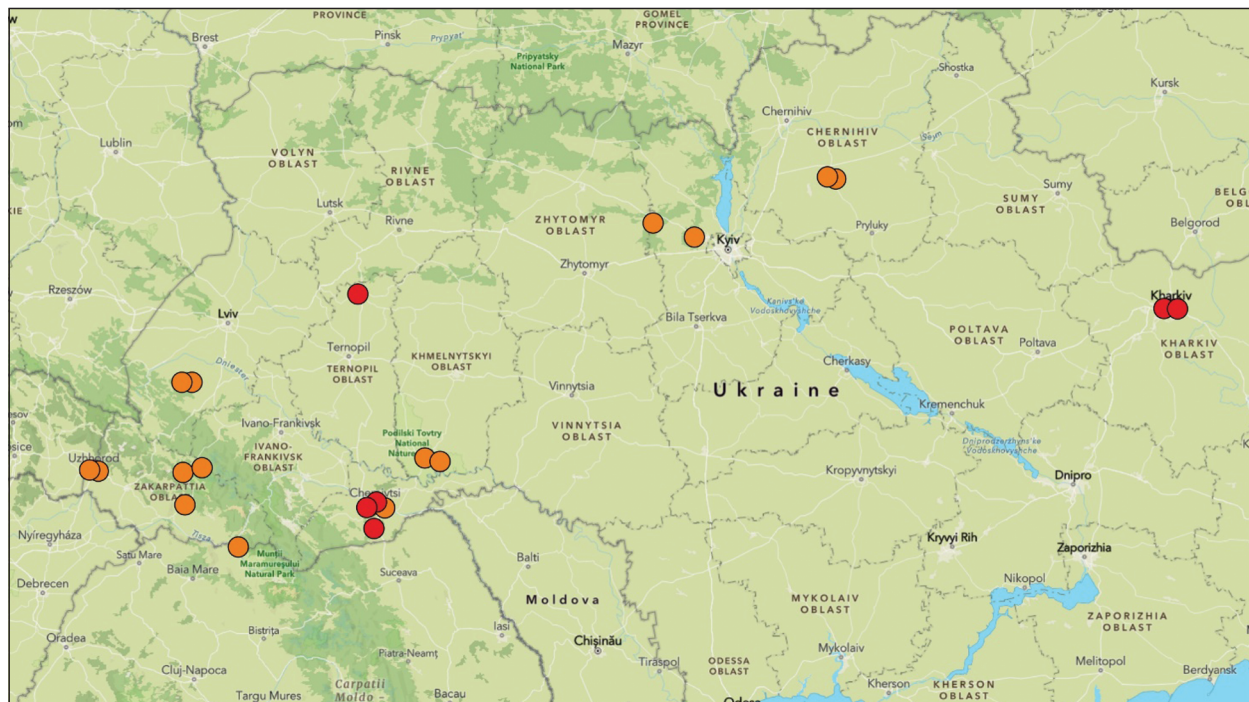


Рис. 3. Географічна локалізація українських зразків *Impatiens glandulifera*. Червоні та помаранчеві позначки відповідають хлоропластним гаплотипам T1-R1 і T2-R2

Європу (Hagenblad et al., 2015), оскільки варіанти R1 і R2 *rpl32-trnL*(UAG) зустрічаються у зразках з Індії. Ймовірно, гаплотипи T1-R1 і T2-R2 виникли ще в межах нативного ареалу та були занесені до Європи людиною. Припущення про дивергенцію європейських генотипів *I. glandulifera* до початку інвазії також узгоджується з даними мікросателітного аналізу (Hagenblad et al., 2015).

У Великій Британії виявлено два зразки з варіантом R5 послідовності *rpl32-trnL*(UAG), який також зустрічається на території Індії та Пакистану, але не знайдений в інших європейських країнах (Kurose et al., 2020). Вочевидь, вища різноманітність *I. glandulifera* на Британських островах, порівняно з континентальною Європою, є наслідком інтродукції цієї рослини до Європи саме через Британську Імперію (Cockel and Tanner, 2012; Weiss, 2021).

Географічне розповсюдження гаплотипів T1-R1 і T2-R2 не виглядає рівномірним (рис. 3), що, можливо, є проявом ефекту засновника, як це було показано раніше для популяцій Західної Європи (Hagenblad et al., 2015) і Фін-

ляндії (Nagy and Korpelainen, 2015). Оскільки в деяких місцевостях рослини з різними гаплотипами хпДНК зустрічаються на спільній території, можна припустити, що гібридизація між ними має підвищувати локальне генетичне різноманіття і сприяти подальшій успішній інвазії *I. glandulifera*. Виявлення таких змішаних форм потребує подальших досліджень із використанням методів генетичного профілювання, таких як SSR, ISSR чи AFLP (Ivanovych et al., 2017; Ivanovych and Volkov, 2018; Stafiniak et al., 2025), або аналізу геномного різноманіття мінливих повторюваних послідовностей, як то спейсерні ділянки у складі 5S або 35S рДНК (Ishchenko et al., 2018; Ishchenko et al., 2020; Tynkevich et al., 2023; Chen et al., 2024).

Висновки. Аналіз хпДНК показує поширення в континентальній Європі двох гаплотипів *I. glandulifera* – T1-R1 і T2-R2, які відрізняються за обома використаними для аналізу ділянками. Ці гаплотипи виникли ще в межах нативного ареалу, оскільки відповідні варіанти послідовності *rpl32-trnL*(UAG) знайдені для зраз-

ків з території Індії. Відповідно, розповсюдження цих двох гаплотипів у Європі підтверджує гіпотезу множинної інтродукції *I. glandulifera*. Нерівномірне розповсюдження двох гаплотипів T1-R1 і T2-R2 в межах інвазійного ареалу може вказувати на прояв ефекту засновника.

Автори виражають подяку Олені Волюці, Олені Козак, Галині Краснобрижій, Галині Микитинець, Владиславу Мірутенку, Ігорю Ольшанському, Ліані Онук, Іллі Чорнею та Олесі Яворській за наданий рослинний матеріал. Ми також вдячні Анастасії Опрюк за технічну допомогу у виконанні експериментальної частини роботи.

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

Конфлікт інтересів. Авторі заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

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

DISTRIBUTION OF TWO CHLOROPLAST HAPLOTYPES OF THE INVASIVE WEED HIMALAYAN BALSAM (*IMPATIENS GLANDULIFERA*) IN UKRAINE AND OTHER EUROPEAN COUNTRIES

Y.O. Tynkevich, N.M. Roshka,
I.I. Panchuk, R.A. Volkov

Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University,
2 Kotsiubynsky str., 58002 Chernivtsi, Ukraine
E-mail: r.volkov@chnu.edu.ua

One of the most well-known examples of successful plant invasion on the European continent is the rapid spread of Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera* Royle). Introduced to Europe from the Himalayas in the first half of the 19th century as an ornamental and melliferous species, it first naturalized in Great Britain, from where it dispersed throughout Europe. Despite the active invasion of *I. glandulifera* in Eastern Europe, the genetic diversity of Himalayan balsam populations in this region has not yet been studied. In the present work, we identified variants of two chloroplast DNA (cpDNA) regions, *trnS-G* and *rpl32-trnL* (UAG), in Ukrainian *I. glandulifera* accessions and compared them with variants from continental Europe and Great Britain, as well as with those from India and Pakistan. It was shown that two haplotypes, T1-R1 and T2-R2,

which differ in the two regions of cpDNA analyzed, are widespread in continental Europe. The divergence of the two haplotypes occurred within the native range. The diversity of *I. glandulifera* cpDNA variants appeared to be significantly higher in the native than in the invasive range. The widespread occurrence of two chloroplast haplotypes in Europe supports the hypothesis of multiple introductions of *I. glandulifera*. The uneven distribution of haplotypes T1-R1 and T2-R2 within Ukraine may be a consequence of the founder effect.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Beerling, D.J., and Perrins, J.M., *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.), *J. Ecol.*, 1993, vol. 81, no. 2, pp. 367–382. <https://doi.org/10.2307/2261507>
- Bock, D.G., Caseys, C., Cousens, R.D., Hahn, M.A., Heredia, S.M., Hübner, S., Turner, K.G., Whitney, K.D., and Rieseberg, L.H., What we still don't know about invasion genetics, *Mol. Ecol.*, 2015, vol. 24, no. 9, pp. 2277–2297. <https://doi.org/10.1111/mec.13032>
- Chen, G., Stepanenko, A., and Borisjuk, N., Contrasting patterns of 5S rDNA repeats in European and Asian ecotypes of greater duckweed, *Spirodela polyrrhiza* (Lemnaceae), *Front. Plant Sci.*, 2024, vol. 15, art. 1378683. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1378683>
- Cockel, C.P., and Tanner, R.A., *Impatiens glandulifera* Royle (Himalayan balsam). in *A handbook of global freshwater invasive species*, pp. 83–93, Routledge, 2012
- Čuda, J., Skálová, H., and Pyšek, P., Spread of *Impatiens glandulifera* from riparian habitats to forests and its associated impacts: Insights from a new invasion, *Weed Res.*, 2020, vol. 60, no. 1, pp. 8–15. <https://doi.org/10.1111/wre.12400>
- Dlugosch, K.M., Anderson, S.R., Braasch, J., Cang, F.A., and Gillette, H.D., The devil is in the details: Genetic variation in introduced populations and its contributions to invasion, *Mol. Ecol.*, 2015, vol. 24, no. 9, pp. 2095–2111. <https://doi.org/10.1111/mec.13183>
- Dubyna, D.V., Iemeljanova, S.M., Dvoretzkiy, T.V., Dziuba, T.P., and Tymoshenko, P.A., Adventization of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine, *Ukr. Bot. J.*, 2019, vol. 76, no. 6, pp. 499–510. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.06.499>
- 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>
- Exposito-Alonso, M., Becker, C., Schuenemann, V.J., Reiter, E., Setzer, C., Slovak, R., Brachi, B., Haggmann, J., Grimm, D.G., Chen, J., Busch, W., Ber-

- gelson, J., Ness, R.W., and Weigel, D., The rate and potential relevance of new mutations in a colonizing plant lineage, *PLoS Genet.*, 2018, vol. 14, no. 2, art. e1007155. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007155>
- Gaskin, J.F., Schwarzländer, M., Hinz, H.L., Williams III, L., Gerber, E., Rector, B.G., and Zhang, D., Genetic identity and diversity of perennial pepperweed (*Lepidium latifolium*) in its native and invaded ranges, *Invasive Plant Sci. Manag.*, 2013, vol. 6, no. 2, pp. 268–280. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-12-00075.1>
- Hagenblad, J., Hülskötter, J., Acharya, K.P., Brunet, J., Chabrierie, O., Cousins, S.A.O., Dar, P.A., Diekmann, M., De Frenne, P., Hermy, M., Jamoneau, A., Kolb, A., Lemke, I., Plue, J., Van Acker, J., and Verheyen, K., Low genetic diversity despite multiple introductions of the invasive plant species *Impatiens glandulifera* in Europe, *BMC Genet.*, 2015, vol. 16, art. 103. <https://doi.org/10.1186/s12863-015-0242-8>
- Hamilton, M.B., Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation, *Mol. Ecol.*, 1999, vol. 8, no. 3, pp. 521–523. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.1999.00510.x>
- Helsen, K., Hagenblad, J., Acharya, K.P., Brunet, J., Cousins, S.A.O., Decocq, G., De Frenne, P., Kimberley, A., Kolb, A., Michaelsen, C., Plue, J., Verheyen, K., and Graae, B.J., No genetic erosion after five generations for *Impatiens glandulifera* populations across the invaded range in Europe. *BMC Genet.*, 2019, vol. 20, art. 20. <https://doi.org/10.1186/s12863-019-0721-4>
- Huotari, T., and Korpelainen, H., Comparative analyses of plastid sequences between native and introduced populations of aquatic weeds *Elodea canadensis* and *E. nuttallii*, *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, no. 4, e58073. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058073>
- Irimia, R.E., Hierro, J.L., Branco, S., Sotes, G., Cavieres, L.A., Eren, Ö., Lortie, C.J., French, K., Callaway, R.M., 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., Mel'nyk, V.M., Parnikoza, I.Y., Budzhak, V.V., Panchuk, I.I., Kunakh, V.A., and Volkov, R.A., Molecular organization of 5S ribosomal DNA and taxonomic status of *Avenella flexuosa* (L.) Drejer (Poaceae), *Cytol. Genet.*, 2020, vol. 54, pp. 505–513. <https://doi.org/10.3103/S0095452720060055>
- 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>
- Jocienė, L., Krokaitė, E., Rekašius, T., Paulauskas, A., and Kupčinskienė, E., Evaluation of genetic diversity of Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera* Royle) populations using microsatellites, *Zemdirbyste-Agric.*, 2022, vol. 109, no. 3, pp. 199–206. <https://doi.org/10.13080/z-a.2022.109.033>
- 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>
- Korpelainen, H., and Elshibli, S., Assessment of genetic relationships among native and introduced Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera*) plants based on genome profiling, *Ecol. Evol.*, 2021, vol. 11, no. 19, pp. 13295–13304. <https://doi.org/10.1002/ece3.8051>
- Kupcinskiene, E., Zybartaite, L., and Paulauskas, A., Comparison of genetic diversity of three *Impatiens* species from Central Europe and Baltic region, *Zemdirbyste-Agric.*, 2015, vol. 102, no. 1, pp. 73–80. <https://doi.org/10.13080/z-a.2015.102.011>
- Kurose, D., Pollard, K.M., and Ellison, C.A., Chloroplast DNA analysis of the invasive weed, Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera*), in the British Isles, *Sci. Rep.*, 2020, vol. 10, art. 10966. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67871-0>
- 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>
- Love, H.M., Maggs, C.A., Murray, T.E., and Provan, J.

- J., Genetic evidence for predominantly hydrochoric gene flow in the invasive riparian plant *Impatiens glandulifera* (Himalayan balsam), *Ann. Bot.*, 2013, vol. 112, no. 9, pp. 1743–1750. <https://doi.org/10.1093/aob/mct227>
- Mukherjee, A., Williams, D.A., Gitzendanner, M.A., Overholt, W.A., and Cuda, J.P., Microsatellite and chloroplast DNA diversity of the invasive aquatic weed *Hygrophila polysperma* in native and invasive ranges, *Aquat. Bot.*, 2016, vol. 129, pp. 55–61. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.12.004>
- Nagy, A.M., and Korpelainen, H., Population genetics of Himalayan balsam (*Impatiens glandulifera*): Comparison of native and introduced populations, *Plant Ecol. Divers.*, 2015, vol. 8, no. 3, pp. 317–321. <https://doi.org/10.1080/17550874.2013.863407>
- 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>
- Poczai, P., Hyvönen, J., Tallér, J., Jahnke, G., and Kocsis, L., Phylogenetic analyses of Teleki grapevine rootstocks using three chloroplast DNA markers, *Plant Mol. Biol. Report.*, 2013, vol. 31, pp. 371–386. <https://doi.org/10.1007/s11105-012-0512-9>
- 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/>
- Provan, J., Love, H.M., and Maggs, C.A., Development of microsatellites for the invasive riparian plant *Impatiens glandulifera* (Himalayan balsam) using intersimple sequence repeat cloning, *Mol. Ecol. Notes*, 2007, vol. 7, no. 3, pp. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01614.x>
- Pyšek, P., and Prach, K., Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera* – a century of spreading reconstructed, *Biol. Conserv.*, 1995, vol. 74, no. 1, pp. 41–48. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00013-T](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00013-T)
- 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>
- Smith, A.L., Hodkinson, T.R., Vilellas, J., Catford, J.A., Csörgő, A.M., Blomberg, S.P., et al., Global gene flow releases invasive plants from environmental constraints on genetic diversity, *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2020, vol. 117, no. 8, pp. 4218–4227. <https://doi.org/10.1073/pnas.1915848117>
- 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. *Sci. Rep.*, 2025, vol. 15, no. 1, pp. 6001. <http://doi.org/10.1038/s41598-025-90494-2>
- 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>
- Tanner, R.A., and Gange, A.C., Himalayan balsam, *Impatiens glandulifera*: Its ecology, invasion and management, *Weed Res.*, 2020, vol. 60, no. 1, pp. 4–7. <https://doi.org/10.1111/wre.12401>
- 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.*, 2025a, 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., Cherkazianova, A.S., Chorney, I.I., Panchuk, I.I., and Volkov, R.A., Genetic polymorphism of invasive species of knotweed (*Reynoutria*) assessed by the *matK* and *rpl32-trnL* (UAG) regions of chloroplast DNA, *Cytol. Genet.*, 2025b, vol. 59, no. 3, pp. 259–269. <https://doi.org/10.3103/S0095452725030089>
- Tynkevich, Y.O., Novikov, A.V., Chorney, I.I., and Volkov, R.A., Organization of the 5S rDNA intergenic spacer and its use in the molecular taxonomy of the genus *Aconitum* L., *Cytol. Genet.*, 2022, vol. 56, no. 6, pp. 494–503. <https://doi.org/10.3103/S0095452722060111>
- 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., 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>
- Walker, N.F., Hulme, P.E., and Hoelzel, A.R., Population genetics of an invasive riparian species, *Impatiens glandulifera*, *Plant Ecol.*, 2009, vol. 203, pp. 243–252. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9540-9>
- Weiss, V., *Impatiens glandulifera* in Central Europe: History of its dissemination and appreciation. *Volkmar Weiss*, 2021
- Williams, D.A., Harms, N.E., Knight, I.A., Grewell, B.J., Futrell, C.J., and Pratt, P.D., High genetic diversity in the clonal aquatic weed *Alternanthera philoxeroides* in the United States, *Invasive Plant Sci. Manag.*, 2020, vol. 13, no. 4, pp. 217–225. <https://doi.org/10.1017/inp.2020.32>
- Xie, P., Guo, Y., Teng, Y., Zhou, W., and Yu, Y., Gen-eMiner: 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>

Надійшла в редакцію 15.06.2025

Після доопрацювання 25.07.2025

Прийнята до друку 18.09.2025