

УДК 575.858:582.998.1(470)

## ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РОДА *Erigeron* sect. *Conyza* В СРЕДИЗЕМНОМОРЬЕ И ИХ ГИБРИДОГЕННАЯ АКТИВНОСТЬ

© 2020 г. М. А. Галкина\*, @, Ю. К. Виноградова\*

\*Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276 Россия

@E-mail: mawa.galkina@gmail.com

Поступила в редакцию 20.03.2018 г.

После доработки 22.05.2019 г.

Принята к публикации 18.06.2019 г.

Установлено, что все таксоны рода *Erigeron* sect. *Conyza* в Средиземноморье чужеродные. Отмечено, что наиболее широко во вторичном ареале распространены виды *E. bonariensis*, *E. canadensis* и *E. sumatrensis*, которые и были изучены в Италии, Испании и Португалии в 2016–2017 гг. По диагностическим морфологическим признакам (строение побеговых систем, форма и диаметр корзинок, степень опушения) несколько растений не удалось определить однозначно, поскольку они имели промежуточные параметры. Выдвинута гипотеза о гибридогенном происхождении этих образцов. Молекулярно-генетически, путем анализа ISSR-фрагментов и ITS участка ядерной ДНК, оценена гибридогенная активность. Выявлено, что для всех изученных таксонов она крайне низка, и растения с промежуточными признаками не всегда являются гибридами.

DOI: 10.31857/S0002332920010051

Центром распространения видов рода *Erigeron* sect. *Conyza* однозначно можно назвать Центральную и Южную Америку, но многие таксоны этой группы в последнее столетие активно расширяли свой ареал на север, внедряясь в фитоценозы Северной Америки (D'Arcy, 1975; Sancho, Ariza Esparar, 2003; Nesom, 2018), а на территории Старого Света все таксоны рода *Erigeron* sect. *Conyza* чужеродные (Thébaud, Abbott, 1995).

В Европе натурализовались *E. bilbaoanus* (Re-my) Cabrera, *E. blakei* Cabrera, *E. bonariensis* L. (= *E. ambiguus* DC.), *E. canadensis* L., *E. sumatrensis* Retz. (= *E. floribundus* (Kunth) Sch. Bip.) и как эфемерофит отмечен *E. trilobus* (Decne) Boiss. (Виноградова, 2012). Наиболее широко распространены виды *E. bonariensis*, *E. canadensis* и *E. sumatrensis*. Согласно базам данных DAISIE (Handbook..., 2009) и GT IBMA (www.gt-ibma.eu) *E. canadensis* входит в первую десятку наиболее агрессивных инвазионных видов Европы. Благодаря высокой конкурентоспособности этот вид, вероятно, продолжит расширение вторичного ареала (Виноградова и др., 2010).

Ранее (Виноградова, 2012) были подробно изучены морфологические различия видов рода *Erigeron*, произрастающих на территории Евразии (табл. 1). В 2017 г. при сборе *E. canadensis*, *E. bonariensis* и *E. sumatrensis* в Италии, Испании и Португалии было выявлено несколько экземпляров, которые не удалось однозначно определить, по-

скольку они имели сочетание признаков (форма и диаметр корзинок, характер опушения побегов и листьев) видов *E. canadensis* и *E. sumatrensis*. Мы предположили, что данные особи являются или гибридами, или возвратными гибридами (=бэк-кроссами) инвазионных *E. canadensis* и *E. sumatrensis*. Образцов с признаками, промежуточными между *E. bonariensis* и *E. canadensis* или между *E. bonariensis* и *E. sumatrensis*, обнаружено не было. Нет их и среди современных гербарных сборов, просмотренных в ряде гербарных хранилищ Южной Европы (P, MPU, MA).

Хорошо известно, что в непривычных условиях чужеродные виды могут формировать гибриды как с близкородственными аборигенными видами, так и с другими чужеродными растениями, расселяющимися на данной территории (Brouillet et al., 2006; Bleeker et al., 2007; Zalapa et al., 2009). Ранее уже был описан гибрид *E. canadensis* и *E. sumatrensis* – *Conyza* × *rouyana* Sennen. Типовой образец данного таксона (P04315552), собранный Ф. Сенненом в Каталонии в окрестностях г. Фигейроса в 1904 г., хранится в гербарии Музея естественной истории в Париже [P] (Виноградова, Майоров, 2015). Тем не менее некоторые ботаники не признавали этот гибрид и относили *C. × rouyana* к *E. floribundus* (Marshall, 1973), который сейчас трактуется как синоним *E. sumatrensis*. Однако нельзя исключать, что морфологические отличия отдельных особей могли быть вызваны не гибри-

Таблица 1. Диагностические признаки видов рода *Erigeron*

Число корзинок/ генеративный побег, особенности строения корзинок	Размер корзинок, мм	Строение побеговых систем	Форма листьев	Цвет листьев и характер опушения
<i>E. canadensis</i>				
500–600	$(4.8 \pm 0.1) \times (2.4 \pm 0.1)$	Главный побег практически не ветвится и завершается метельчатым соцветием, занимающим верхнюю треть побега	Линейно-ланцетные с зубчато-пильчатым краем	Листья светло-зеленые, слабоопушенные, стебель светло-зеленый, сильно-опушенный
<i>E. bonariensis</i>				
$\leq 30$	$(6.1 \pm 0.1) \times (5.2 \pm 0.2)$	Нижние боковые олист-венные оси соцветия перевершинивают главную ось побега; соцветие занимает верхнюю треть побега	Почти линейные с 3–5 зубцами	Листья серо-зеленые, опушены, листья и стебли сильноопушены длинными серебристыми трихомами
<i>E. sumatrensis</i>				
$\leq 500$ Корзинки вздутые в основании	$(6.6 \pm 0.1) \times (3.2 \pm 0.2)$	Нижние боковые олист-венные оси соцветия короче главной оси побега; метельчатое соцветие ромбовидной формы составляет половину длины генеративного побега	Ланцетно-овальные с городчатым краем	Листья темно-зеленые, мягкоопушенные, стебли сероватые с обильным мягким опушением

догенными процессами, а влиянием неблагоприятных экологических условий.

В Помпеях (Италия) мы встретили также одну особь, которая имела не желтовато-белые, что характерно для всех вышеописанных таксонов *Erigeron*, а розовые краевые цветки, но по остальным диагностическим признакам не отличалась от прочих многочисленных экземпляров *E. bonariensis*, произрастающих в данном месте.

Часто гибриды более приспособлены к условиям вторичного ареала, чем родительские таксоны, и расселяются на значительные территории (Elton, 1958; Ellstrand, Shierenbeck, 2000; Abbott *et al.*, 2003; Bleeker *et al.*, 2007; Zalapa *et al.*, 2009). В Европе 41 заносный вид (2% видов, чуждых данному региону) – продукт спонтанной гибридизации с вовлечением одного или обоих чужеродных родителей. Доля гибридогенных таксонов среди инвазионных видов Средней России достигает 10% (Виноградова, Майоров, 2015). В результате гибридизации сформировались, например, активно расселяющиеся *Reynoutria* × *bohemica*, *Symphytum* × *uplandicum*, *Aster* × *salignus*, *Amelanchier* × *spicata* и др.

Гибридогенная активность инвазионных представителей рода *Erigeron* заслуживает внимания, поскольку может привести к увеличению скорости инвазий представителей этого рода как в естественные сообщества, так и в агроценозы, а также к снижению биоразнообразия и хозяйственному ущербу.

Цель исследования – определение гибридогенной природы нетипичных экземпляров секции *Conyza* и прогнозирование дальнейшего увеличения их численности.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для всех образцов (перечислены в табл. 2) были изучены морфологические признаки, являющиеся диагностическими для видов рода *Erigeron* sect. *Conyza*. У генеративных особей учитывались диаметр корзинки, число корзинок, длина трихом на листьях (на верхней и нижней поверхностях) и стеблях, число трихом на 1 мм<sup>2</sup> поверхности стебля, а также на 1 мм<sup>2</sup> поверхности и 1 мм жилки верхней и нижней сторон листа. Качественные признаки (табл. 3) были переведены в количественные. Микроморфологические параметры из-

**Таблица 2.** Местонахождения изученных растений рода *Erigeron* секции *Conyza* (a, b, c – разные особи из одной и той же популяции)

№ образца	Таксон	Местонахождение (координаты)
1 (a, b, c)	<i>E. bonariensis</i>	Италия, о. Искья (40.7° с.ш., 13.9° в.д.)
2 (a, b)		Италия, Геркуланум (40.8° с.ш., 14.4° в.д.)
3	<i>E. sumatrensis</i>	Италия, Помпеи (40.7° с.ш., 14.5° в.д.)
4	<i>E. bonariensis</i> (розовая окраска цветков)	
5 (a, b, c)	<i>E. sumatrensis</i>	Италия, о. Искья (40.7° с.ш., 13.9° в.д.)
6		Италия, Геркуланум (40.8° с.ш., 14.4° в.д.)
7 (a, b)	<i>E. canadensis</i>	Россия, Москва, ГБС РАН (55.8° с.ш., 37.6° в.д.)
8 (a, b)	<i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?)	Италия, Неаполь (40.8° с.ш., 14.2° в.д.)
9 (a, b)	<i>E. bonariensis</i>	Италия, Помпеи (40.7° с.ш., 14.5° в.д.)
10 (a, b)	<i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?)	
11 (a, b)	<i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?)	Италия, Рим (41.9° с.ш., 12.5° в.д.)
12	<i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?)	Италия, Помпеи (40.7° с.ш., 14.5° в.д.)
13 (a, b)	<i>E. canadensis</i> (?)	Италия, о. Искья (40.7° с.ш., 13.9° в.д.)
14	<i>E. sumatrensis</i>	Италия, Рим (40.7° с.ш., 14.5° в.д.)
15	<i>E. bonariensis</i>	Португалия, Лиссабон (38.7° с.ш., 9.1° з.д.)
16	<i>E. sumatrensis</i>	
17 (a, b)	<i>E. bonariensis</i>	Португалия, Лиссабон, трасса в Белем (38.7° с.ш., 9.1° з.д.)
18	<i>E. canadensis</i>	Испания, Мадрид, городской парк (40.4° с.ш., 3.7° з.д.)
19	<i>E. sumatrensis</i> (?) (колосовидное соцветие)	
20	<i>E. canadensis</i>	
21	<i>E. bonariensis</i>	
22	<i>E. sumatrensis</i> × <i>canadensis</i> (?) или <i>E. sumatrensis</i>	

меряли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX 1000E. Полученные данные обработаны методом кластерного анализа (UPGMA) с использованием дистанции Говера в программе PAST 3.0 (Hammer *et al.*, 2001).

Для уточнения причин морфологических отличий и оценки роли возможной гибридизации были проведены молекулярно-генетические ис-

следования с использованием фрагментного анализа межмикросателлитных участков ДНК (Inter Simple Sequence Repeats (ISSR)). ДНК выделяли СТАВ-методом (Rogers, Bendich, 1985) из 34 гербарных образцов (табл. 2). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA Engine Dyad Peltier Thermal Cyler (Biorad, США). Условия ПЦР приведены в табл. 4. Про-

Таблица 3. Качественные морфологические показатели растений рода *Erigeron* секции *Soluga*, переведенные в баллы

Показатели	Номера образцов																																	
	1a	1b	1c	2a	2b	3	4	5a	5b	5c	6	7a	7b	8a	8b	9a	9b	10a	10b	11a	11b	12	13a	13b	14	15	16	17a	17b	18	19	20	21	22
Обертка корзинки однодвудная (0), многоядная (1)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
Листочки обертки почти голые, по краям широкоперепончатые (0), листочки обертки сильноопушенные (1)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
Корзинки овальные (0), округлые (1)	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	
Корзинки в основании невздутые (0), вздутые (1)	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	
Корзинки в ветвистых кистях, собранных в узкую метелку (0), корзинки в широкопирамидальной метелке, нижние боковые олиственные оси соцветия переворачивают главную ось (1)	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	
Стебель с явно выраженными ребрами (0), с неявно выраженными ребрами (1)	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	
Листья линейно-ланцетные (0), ланцетно-овальные (1), почти линейные (2)	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	0	1	0	2	0	
Листья по краю зубчато-пильчатые (0), слабопильчатые (1), с 3–5 зубцами (2)	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	0	1	0	2	0	
Листья с резко сужающимся цельнокрайним основанием (0), с нерезко суженным основанием (1)	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	
Побеги зеленые или серо-зеленые (0), темно-зелено-серые (1), серебристо-седые (2)	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	0	1	0	2	1	

Таблица 4. Условия ПЦР

ISSR-праймеры	(CAG)5 [M7]	(GA)8YG [UBC 841]	(AC)8(C/T)G [M2]	DBD(AC)7 [UBC 889]
Стадии процесса	1. Предварительная денатурация (3 мин, 94°C)			
	2. Элонгация (30 с, 94°C)			
	3. Элонгация, 30 с, 55°C	3. Элонгация, 30 с, 45°C	3. Элонгация, 30 с, 50°C	3. Элонгация, 30 с, 60°C
	4. Элонгация (1 мин, 72°C)			
	5. Стадии 2–4 повторяются 35 раз, стадия 4 идет на 2 с дольше, чем в предыдущий раз			
	6. Элонгация (3 мин, 72°C)			

дукты амплификации разделяли путем электрофореза в 1.7%-ном агарозном геле с добавлением бромида этидия в 0.5 × TBE-буфере в течение 1 ч. Затем фрагменты ДНК были сфотографированы в ультрафиолетовом свете с помощью геледокументирующей системы GelDoc-It (UVP, США). Для определения их длин использовался маркер молекулярной массы 100bp MWM-100RL (Диалат Лтд., Россия). Типирование полученных фрагментов ДНК проводили в программе Cross Checker (Buntjer, 2000). Полученные данные представлены в виде матрицы бинарных признаков, в которых наличие или отсутствие определенного фрагмента рассматривалось соответственно как 1 или 0. Полученная матрица проанализирована в программах PAST 3.0 методом кластерного анализа (UPGMA) с использованием дистанции Жаккара. Проведен также анализ данных методом Байеса (MCMC – Markov Chain Monte Carlo) в программе NewHybrids (Anderson, Thompson, 2002); длительность отжига марковской цепи составила 50000 (after burn-in – 35000). Программа оценивает вероятность отнесения анализируемых растений либо к одному из родительских видов, либо к гибридам и бэкроссам.

Также мы анализировали нуклеотидные последовательности ITS-участка ядерной ДНК предполагаемых гибридов и предполагаемых родителей. Для ПЦР использовались праймеры pnc18s10 (прямой) и c26A (обратный) при температуре отжига 50°C. Очистка ПЦР-продукта для секвенирования осуществлялась путем пересадки ПЦР-продукта в спиртовом растворе ацетата аммония. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводилось на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3130 XL (Applied Biosystems, Foster City, CA, США) с использованием набора реактивов ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit v. 3.1 (Синтол, Россия). Дальнейшая обработка нуклеотидных последовательностей проводилась в программах BioEdit и TCS v. 1.21. Данные отправлены в GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nu>

score). Номера сиквенсов, присвоенные в GenBank изученным образцам, приведены в табл. 5.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ матрицы морфологических признаков показал, что изученные образцы разделились на два кластера: в кластер I вошли все образцы *E. bonariensis* (с вероятностью >99% по данным бутстреп-анализа), включая растение с розовыми краевыми цветками, а в кластер II – все остальные (рис. 1). Второй кластер делится на два кластера второго порядка: в кластер 1 вошли все образцы *E. sumatrensis* (бутстреп 92%), в кластер 2 – образцы *E. canadensis* (образовали субкластер 2a, бутстреп 95%) и предполагаемые гибриды (субкластер 2b, бутстреп 89%). Отнесение большинства сомнительных образцов в общий субкластер в пределах одного кластера с образцами *E. canadensis* и *E. sumatrensis* свидетельствует об их высоком сходстве как между собой, так и с обоими предполагаемыми родительскими видами. К субкластеру 2a отнесены также два неопределенных образца (8a и 8b), схожие с типичным *E. canadensis* по слабому опушению верхней и нижней сторон листа (в среднем <5 трихом/1 мм<sup>2</sup>) и невздутым оберткам корзинки (табл. 3), но отличающиеся очень сильным опушением стеблей (в среднем 6 трихом/1 мм<sup>2</sup> со средней длиной трихом 970 ± 340 мкм).

Кластерный анализ матрицы фрагментов ISSR тех же образцов (рис. 2) позволил протестировать наши предположения о гибридном происхождении сомнительных растений. Все образцы разделились на два кластера (I и II), но в отличие от анализа морфологических признаков в данном случае сразу выделились все образцы *E. canadensis*, в том числе и собранные в Москве (рис. 2). Бутстреп-поддержка данного кластера невелика (42%), однако для кластера второго порядка (1), состоящего исключительно из особей *E. canadensis*, она уже превышает 50%. В кластер 2 выделился всего один образец (19), схожий с *E. sumatrensis*,

Таблица 5. Полиморфизм ITS-участка ДНК для различных таксонов *Erigeron* sect. *Soluza* в Средиземноморье

№ образца	Таксон	№ в GenBank	Позиция в выравнивании													TCT					
			65, 129, 136, 137, 238, 472/473, 570/571	72, 87, 249, 404	83, 576/577	95	114	130, 567/568, 568/569	211–212	242	412	430	461, 584/585	469	471/472, 530/531, 558/559		499/500	502/503	520/521	535/536	559/560
3		МК397980	T	C	A	C	C	T	YY	C	G	G	–	C	A	C	R	Y	R	TCT	
5a		МК397981	T	C	A	C	C	T	TC	C	R	G	–	C	A	C	R	Y	R	TCT	
5b	<i>E. sumatrensis</i>	МК397982	T	C	A	C	C	T	TC	C	Y	R	–	C	A	C	R	C	R	TCT	
5c		МК397983	T	C	A	C	C	T	TC	Y	C	R	–	C	A	S	R	Y	R	TCT	
6		МК397984	T	C	A	C	S	T	TC	Y	C	R	–	C	A	S	R	Y	R	TCT	
16		МК397985	T	C	A	Y	C	T	YY	C	C	G	–	C	A	S	R	C	A	TCT	
8a		МК397986	T	C	A	Y	C	T	YY	C	C	R	–	C	A	S	G	Y	R	TCT	
8b		МК397987	T	C	A	Y	C	T	YY	C	C	R	–	C	A	S	R	Y	R	TCT	
10a	<i>E. sumatrensis</i> × <i>E. canadensis</i> (?)	МК397988	T	C	A	Y	C	T	YY	C	C	G	–	C	A	S	R	Y	R	TCT	
10b		МК397989	T	C	A	C	C	T	TC	C	C	R	–	C	A	S	R	Y	R	TCT	
22		МК397990	T	C	A	Y	C	T	YY	C	C	R	–	C	A	Y	R	C	R	TCT	
13a		МК397991	C	T	C	C	C	A	CC	C	C	G	T	A	T	C	A	C	A	–	
13b	<i>E. canadensis</i>	МК397992	C	T	C	C	C	A	CC	C	C	G	A	T	A	T	C	A	C	A	–
18		МК397993	C	T	C	C	C	A	CC	C	C	G	A	T	A	T	C	A	C	A	–
19	<i>Erigeron</i> sp.	МК397994	C	T	C	C	C	A	CC	C	C	G	A	T	A	T	C	A	C	A	–
20	<i>E. canadensis</i>	МК397995	C	T	C	C	C	A	CC	C	C	G	A	T	A	T	C	A	C	A	–

Примечание. А – аденин, G – гуанин, C – цитозин, T – тимин, “\_” – делеция, Y – T или C, R – A или G, S – G или C.

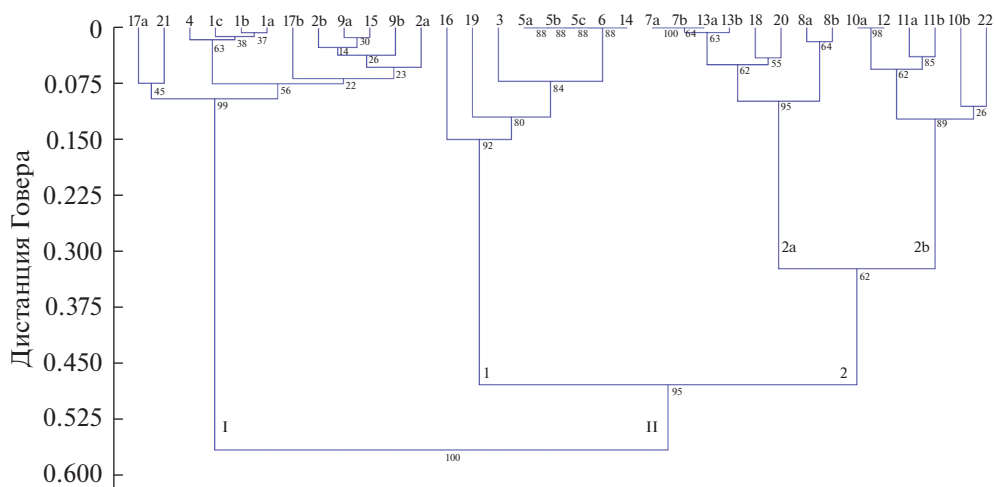


Рис. 1. Кластерный анализ морфологических признаков изученных растений рода *Erigeron* в Средиземноморском регионе. I и II – Кластеры первого порядка, 1 и 2 – кластеры второго порядка, 2a и 2b – кластеры третьего порядка.

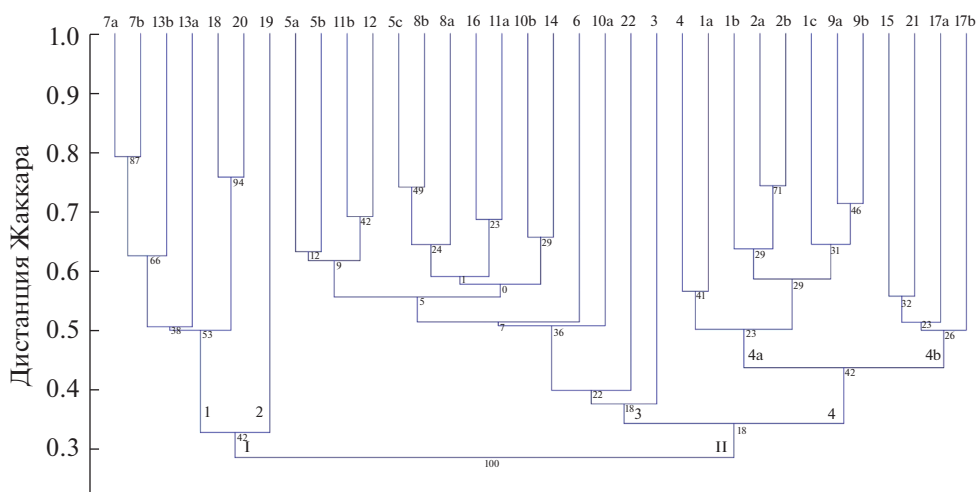


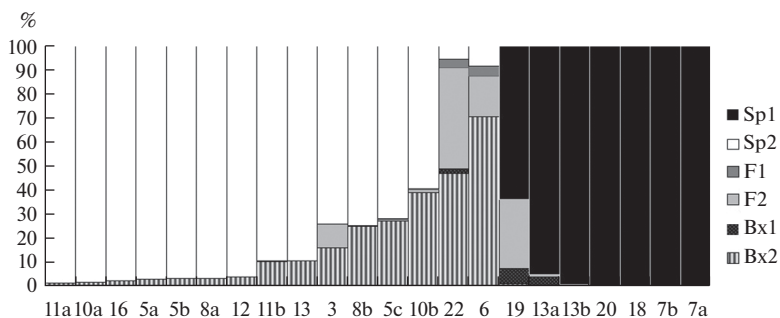
Рис. 2. Кластерный анализ фрагментов ДНК образцов рода *Erigeron* из Средиземноморского региона. I и II – Кластеры первого порядка; 1, 2, 3, 4 – кластеры второго порядка; 4a и 4b – кластеры третьего порядка.

но отличающийся совершенно нетипичным для всей секции колосовидным соцветием.

Второй кластер (II) объединил образцы *E. bonariensis*, *E. canadensis* и возможные *E. sumatrensis* × *E. canadensis*. Возможные гибриды не образовали отдельный кластер в отличие от результатов анализа морфометрических признаков, а вошли в кластер второго порядка (3) вместе с особями *E. sumatrensis*. Это свидетельствует о высокой вероятности того, что происхождение данных растений не гибридное, они являются экобиоморфами *E. sumatrensis* и отражают высокую внутривидовую изменчивость этого вида. В следующий кластер второго порядка (4) вошли все образцы *E. bonariensis*, которые образовали два субкластера, разделившись по географической локализации популяций: произрастающие

на Апеннинском (4a) и на Пиренейском полуостровах (4b) с высокой бутстреп-поддержкой (>80%).

Из дальнейшего анализа в программе NewHybrids образцы *E. bonariensis* были исключены, поскольку данный вид не проявил тенденции к гибридизации. Большинство образцов, отнесенных к родительским видам (Sp1 и Sp2), были отнесены к ним с апостериорной вероятностью >95% (рис. 3), но пять образцов (3, 5c, 8b, 10b и 19) – с вероятностью <60%. Это не позволяет однозначно отнести эти пять образцов ни к родительским таксонам, ни к гибридам (поскольку вероятность не превышает 40%). При этом два из них (3 и 5c) не имеют морфологических отличий от *E. sumatrensis*. Большинство образцов с промежуточными признаками с высокой вероятностью (>95%) отнесены к



**Рис. 3.** Вероятность отнесения различных таксонов *Erigeron* sect. *Conyza* к видам, гибридам и возвратным гибридам (бэкроссам). Условные обозначения: Sp1 – первый родительский вид (*E. canadensis*), Sp2 – второй родительский вид (*E. sumatrensis*, также программой отнесены некоторые предполагаемые *E. sumatrensis* × *canadensis*), F1 и F2 – гибриды первого поколения, Bx1 и Bx2 – бэкроссы.

*E. sumatrensis*, что свидетельствует о высокой внутривидовой изменчивости этого таксона. Образец 19 (с колосовидным соцветием) с апостериорной вероятностью 64.1% отнесен к классу родительских видов (Sp1 = *E. canadensis*), а с вероятностью 28.6% является гибридом F2. Таким образом, этот образец также нельзя достоверно отнести ни к гибридным, ни к родительским классам. Образцы 8a и 8b отнесены к тому же классу, что и предполагаемый родительский вид *E. sumatrensis* (Sp2), хотя и морфологически отличаются от типичных растений очень слабо выраженным опушением (в среднем <5 трихом/мм<sup>2</sup> на верхней и нижней сторонах листа), что более характерно для *E. canadensis*. Образцы 6 (*E. sumatrensis*) и 22 (растение с промежуточными признаками) с примерно равной вероятностью (рис. 3) отнесены к гибридам и бэкроссам, и их нельзя достоверно отнести ни к одному из гибридных классов. Таким образом, данными ISSR-анализа подтвержден высокий полиморфизм *E. sumatrensis* во вторичном ареале, но не установлена гибридогенная природа всех образцов с морфологическими признаками, промежуточными между *E. canadensis* и *E. sumatrensis*.

Анализ ITS-участков ядерной ДНК у 16 образцов *Erigeron* sect. *Conyza* (предполагаемые гибриды и родительские таксоны) подтвердил выводы относительно более высокого полиморфизма *E. sumatrensis* по сравнению с *E. canadensis*: ITS-участки образцов *E. canadensis* оказались идентичными, тогда как у *E. sumatrensis* имеются замены и неоднозначные прочтения (табл. 5). У предполагаемых гибридов (образцы 8a, 8b, 10a, 10b, 22) лишь в одной позиции выравнивания (нуклеотиды 211 и 212, табл. 5) неоднозначное прочтение нуклеотидов совпадает с заменой, дифференцирующей *E. canadensis* и *E. sumatrensis*, что указывает на прошедшую гибридизацию. В других случаях замен у предполагаемых гибридов неоднозначных прочтений нет. Нуклеотидная последовательность ITS-участка образца 19 *E. sumatrensis* с колосовид-

ным соцветием оказалась аналогичной таковой у образцов *E. canadensis*. Программа TCS все образцы по ITS-участку разделила всего на два гаплотипа: в один вошли все образцы *E. sumatrensis* и предполагаемые гибриды, а в другой – все образцы *E. canadensis* и образец 19.

Точнее определить таксономический статус предполагаемых гибридов можно будет после анализа нуклеотидных последовательностей хлоропластной ДНК и после исследования большего числа образцов, собранных в последние годы не только в Средиземноморье, но и в других регионах вторичного ареала видов.

Таким образом, в Южной Европе гибридогенная активность инвазионных видов рода *Erigeron* очень низка. О ней свидетельствует лишь единственная нуклеотидная замена в ITS-последовательности у предполагаемых гибридов. Поэтому наши данные не позволяют пока подтвердить гибридогенное происхождение растений с морфологическими признаками, промежуточными между *E. canadensis* и *E. sumatrensis*. В любом случае представленность таких особей в Средиземноморье в настоящее время незначительна, а их диагностику осложняет высокий полиморфизм *E. sumatrensis*. Низкая гибридогенная активность может быть объяснена, в частности, различиями в хромосомном наборе: у *E. canadensis*  $2n = 18$ , у *E. sumatrensis*  $2n = 54$  (Krivenko et al., 2017).

Таким образом, полученные данные свидетельствуют об очень низкой гибридогенной активности видов секции *Conyza* рода *Erigeron* во вторичном ареале. Изредка возникающие в Южной Европе особи с морфологическими признаками, промежуточными между *E. canadensis* и *E. sumatrensis*, и описанные как гибрид *Conyza* × *rouyana*, по всей вероятности, в большинстве случаев – нетипичные формы *E. sumatrensis* и не проявляют тенденции к активному расселению.

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН “Гибридизация растений в природе и куль-



туре: фундаментальные и прикладные аспекты” при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 18-04-00411).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Ю.К.* Сравнительный анализ биоморфологических признаков инвазионных видов рода *Conyza* Less. // Бюл. Гл. ботан. сада. 2012. № 3. С. 46–50.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.П.* Длительность lag-фазы как отражение микроэволюции растений во вторичном ареале // XIII Московское совещание по филогении растений “50 лет без К.И. Мейера”: Матер. междунар. конф. М.: Макс Пресс, 2015. С. 70–74.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.П., Хорун Л.В.* Черная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.
- Abbott R.J., James J.K., Milne R.I., Gillies A.C.M.* Plant introduction, hybridization and gene flow // Phil. Trans. Royal Soc. Lond. B. 2003. V. 358. P. 1123–1132.
- Anderson E.C., Thompson E.A.* A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // Genetics. 2002. V. 160 (3). P. 1217–1229.
- Bleeker W., Schmitz U., Ristow M.* Interspecific hybridization between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity // Biol. Conserv. 2007. V. 137. Iss. 2. P. 248–253.
- Brouillet L., Semple J.C., Allen G.A., Chambers K.L., Sundberg S.D.* *Symphyotrichum* Nees // Flora of North America. 2006. V. 20. Asteraceae. P. 2. Asteraceae and Senecioneae. P. 465–539.
- Buntjer J.B.* Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data // Plant & Animal Genome VIII Conference. San Diego, CA, January 9–12. 2000.
- D’Arcy W.G.* Asteraceae // Flora of Panama. P. IX. Compositae. Ann. Missouri Bot. Gard. 1975. V. 62. № 4. P. 1004–1032.
- Ellstrand N.C., Shierenbeck K.A.* Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // Proc. Natur. Amer. Soc. 2000. V. 97. № 13. P. 7043–7050.
- Elton C.S.* The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958. 212 p.
- GT IBMA. *Erigeron canadensis*. Base d’information sur les invasions biologiques en milieux aquatiques. Groupe de travail national invasions biologiques en milieux aquatiques. UICN France et Onema. [Electronic resource]. Mode of access: www.gt-ibma.eu. Accessed 10 March 2018.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electronica. 2001. V. 4. 9 p. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Handbook of Alien Species in Europe. Springer Science, Dordrecht + Business Media B.V. 2009. 381 p.
- Krivenko D.A., Kazanovsky S.G., Vinogradova Yu.K., Verkhovzina A.V., Knyazev M.S., Murtazaliev R.A.* Chromosome count (Asteraceae) // Taxon. 2017. V. 66. № 6. P. 1491–1492.
- Marshall J.B.* *Conyza* – Taxa found in Britain // Watsonia. 1973. V. 9. P. 372.
- Nesom G. L.* *Erigeron froribundus* and *E. sumatrensis* (Asteraceae) in the USA and Mexico // Phytoneuron. 2018. V. 27. P. 1–19.
- Rogers S.O., Bendich A.J.* Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Plant Mol. Biol. 1985. № 5. P. 69–76.
- Sancho G., Ariza Espinar L.* Asteraceae, parte 16: tribu III. Asteraceae, parte B. Subtribus Bellidinae (except Grindelia y Haplopappus). Flora Fanerogámica Argentina Fascículo 81. Córdoba: Proflora, CONICET, 2003. P. 1–102.
- Thébaud C., Abbott R.J.* Characterization of invasive *Conyza* species (Asteraceae) in Europe: quantitative trait and isozyme analysis // Am. J. Bot. 1995. V. 82. P. 360–368.
- Zalapa J.E., Brunet J., Guries R.P.* Patterns of hybridization and introgression between invasive *Ulmus pumila* (Ulmaceae) and native *U. rubra* // Am. J. Bot. 2009. V. 96. P. 1116–1128.

## Invasive Species of *Erigeron* sect. *Conyza* in the Mediterranean and Their Hybridogenic Activity

M. A. Galkina<sup>1, #</sup> and Yu. K. Vinogradova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Federal State Budgetary Institution of Science Main Botanical Garden after N.V. Tsitsin Russian Academy of Sciences, ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia

<sup>#</sup>e-mail: mawa.galkina@gmail.com

All taxa of *Erigeron* sect. *Conyza* are alien in the Mediterranean basin. Three species are the most widespread in Italy, Spain and Portugal: *E. bonariensis*, *E. canadensis* and *E. sumatrensis*. Based on the analysis of morphological features (the shape and the diameter of inflorescences, the degree of the pubescence of the shoots and leaves), several individuals could not be attributed to any species, since they had intermediate parameters. A hypothesis on the hybridogenic origin of these plants was advanced. Hybridogenic activity of *Erigeron* sect. *Conyza* in the secondary distribution range was studied by molecular genetic method: using analysis of ISSR fragments and ITS site of nuclear DNA. All invasive species *Erigeron* have very low hybridogenic activity.