



---

## **Инвазионные таксоны рода *Solidago* L. в окрестностях города Пскова**

М.А. Галкина\*, Ю.К. Виноградова

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4

\*mawa.galkina@gmail.com

---

Поступила в редакцию: 07.02.2019

Принята к печати: 24.02.2019

Опубликована онлайн: 20.05.2019

DOI: 10.23859/estr-190207

УДК 575.858:582.998.1(470)8

URL: [http://www.ecosysttrans.com/publikatsii/detail\\_page.php?ID=116](http://www.ecosysttrans.com/publikatsii/detail_page.php?ID=116)

ISSN 2619-094X Print

ISSN 2619-0931 Online

В окрестностях г. Пскова произрастают три таксона рода *Solidago*: аборигенный вид *S. virgaurea*, инвазионный вид североамериканского происхождения *S. canadensis* и их гибрид *S. × niedereideri*. Были изучены некоторые морфологические особенности гибрида и родительских видов. По диаметру корзинок *S. × niedereideri* занимает промежуточное положение между *S. virgaurea* и *S. canadensis*. Гибридогенное происхождение *S. × niedereideri* доказано с помощью молекулярного анализа нуклеотидных последовательностей ядерной ДНК (участок ITS). На данный момент нельзя однозначно ответить на вопрос, какой из родительских видов является материнским, а какой – отцовским. С помощью анализа высоковариабельных некодирующих участков хлоропластной ДНК (*rpl32-trnL*) можно предположить, что гибридизация идет в обоих направлениях.

**Ключевые слова:** инвазии, гибридизация, *Solidago canadensis*, *S. × niedereideri*, *S. virgaurea*, диаметр корзинок, участок ITS, хлоропластный участок *rpl32-trnL*.

---

Галкина, М.А., Виноградова, Ю.К., 2019. Инвазионные таксоны рода *Solidago* L. в окрестностях города Пскова. *Трансформация экосистем* 2 (2), 62–68.

---

### **Введение**

Инвазии чужеродных видов приводят к обеднению флоры обширных территорий и могут наносить экономический ущерб (Виноградова и др., 2010; McGeoch et al., 2010). Североамериканский вид *Solidago canadensis* (Linnaeus, 1753) входит в первые сто наиболее агрессивных инвазионных видов России (Виноградова и др., 2015). Конечно, при натурализации чужеродного вида возникает взаимодействие с представителями аборигенной флоры, что может приводить и к образованию гибридов. Существует гипотеза, что во вторичном ареале интенсивность гибридизационных процессов усиливается (Ellstrand and Schierenbeck, 2000; Elton, 1958). При этом гибриды могут оказаться более приспособленными к условиям новой родины, чем родительские таксоны (Abbott et al., 2003; Bleeker et al., 2007; Zalapa et al., 2009). В европейской части России гибриды составляют

10% от общего числа инвазионных видов (Виноградова и Майоров, 2015). На территории Европы произрастает гибрид *S. × niedereideri* (Khek, 1905), родительскими видами которого являются *S. canadensis* и *S. virgaurea* (Linnaeus, 1753). Его популяции были отмечены в Австрии, Великобритании, Литве и Польше (Pagitz, 2016), и за последние десятилетия он значительно расширил свой ареал (Karpavičienė and Radušienė, 2016; Pliszko and Zajac, 2016). В наших предыдущих исследованиях с помощью ISSR-метода было установлено, что собранные нами в европейской части России растения, определенные на основании морфологических признаков как *S. × niedereideri*, с высокой вероятностью действительно имеют гибридогенное происхождение (Виноградова и Галкина, 2019), однако точно утверждать это можно только после анализа нуклеотидных последовательностей ДНК предполагаемых гибридов и родите-

лей. Мы поставили перед собой задачу изучить особенности гибридов *Solidago* на северо-западе России, поскольку в современной литературе наиболее многочисленны упоминания *S. × niedereideri* в северо-восточной части Европы, а Псковская область является наиболее близко расположенным к ней регионом России. Ранее на основании анализа высоковариабельного некодирующего хлоропластного участка *rpl32-trnL* польскими ботаниками было установлено, что гибридизация между *S. canadensis* и *S. virgaurea* может идти в обоих направлениях, и оба вида могут являться как материнскими, так и отцовскими растениями (Pliszko and Zalewska-Gałosz, 2016). Мы поставили задачу определить, какая ситуация в отношении родительских таксонов наблюдается в псковских популяциях данных видов.

## Материалы и методы

Измерение диаметра и длины корзинок проводилось с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX-1000. Для каждого из трех таксонов было измерено по 30 корзинок с растений, собранных в Псковской области (Псковский район, окрестности г. Пскова, залежь у шоссе). Статистически данные были обработаны в программе PAST 3.

Выделение ДНК проводилось СТАВ-методом (Rogers and Bendich, 1985) из гербарного материала, собранного в Псковской и Московской областях (Табл. 1). В Московской области представители родительских видов были собраны в двух точках: в национальном парке «Лосиный остров» (в сосняке с елью и березой) и в окрестностях с. Чудиново в Чеховском районе (на залежи). Эти дополнительные образцы использовались для бо-

**Табл. 1.** Образцы различных таксонов рода *Solidago* L. (предполагаемых гибридов *S. × niedereideri* и родительских видов), использованные для молекулярно-генетического анализа.

Номер образца	Номер сиквенса участка ITS в ГенБанке	Номер сиквенса участка <i>rpl32-trnL</i> в ГенБанке	Таксон	Точка сбора и местообитание	Год сбора
v_1a	MK491849	MK474079			
v_1b	MK491850	MK474080	<i>S. virgaurea</i>		
v_1c	MK491851	MK474081			
n_2a	MK491852	MK474082			
n_2b	MK491853	MK474083	<i>S. × niedereideri</i>	Псковская обл., Псковский р-н, окрестности г. Пскова, залежь, N 57.80°, E 28.25°	2018
n_2c	–	MK474084			
c_3a	MK491854	MK474085			
c_3b	MK491855	MK474086	<i>S. canadensis</i>		
c_3c	MK491856	MK474087			
v_4	–	MK474088	<i>S. virgaurea</i>		
c_5a	MK491857	MK474090			
c_5b	–	MK474089	<i>S. canadensis</i>	Московская обл., Чеховский р-н, окрестности с. Чудиново, залежь, N 55.1°, E 37.5°	2018
v_6a	MK491858	–			
v_6b	MK491859	–	<i>S. virgaurea</i>	Московская обл., НП «Лосиный остров», сосняк, N 55.89°, E 37.77°	2014

лее точной оценки полиморфизма инвазионного вида *S. canadensis* и аборигенного *S. virgaurea* в европейской части России, а также для исключения ложной трактовки результатов анализа участков хлоропластной ДНК на предмет определения материнского вида.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA Engine Dyad Peltier Thermal Cycler (Biorad, США). Для ядерного участка ITS использовались праймеры ппс18s10 (прямой) и с26А (обратный) при температуре от-

жига 50 °С. Для хлоропластного участка rpl32–trnL применялись праймеры rpl32F (прямой) и trnL UAG (обратный) при температуре отжига от 0.3 до 65 °С по методу Дж. Шоу (Shaw et al., 2007). Те же условия ПЦР были созданы и для другого хлоропластного участка, trnL–trnF (праймеры с и f). Очистка ПЦР-продукта для секвенирования выполнялась в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводилось на автоматическом секвенаторе в ЗАО «Синтол». Дальнейшая обработка

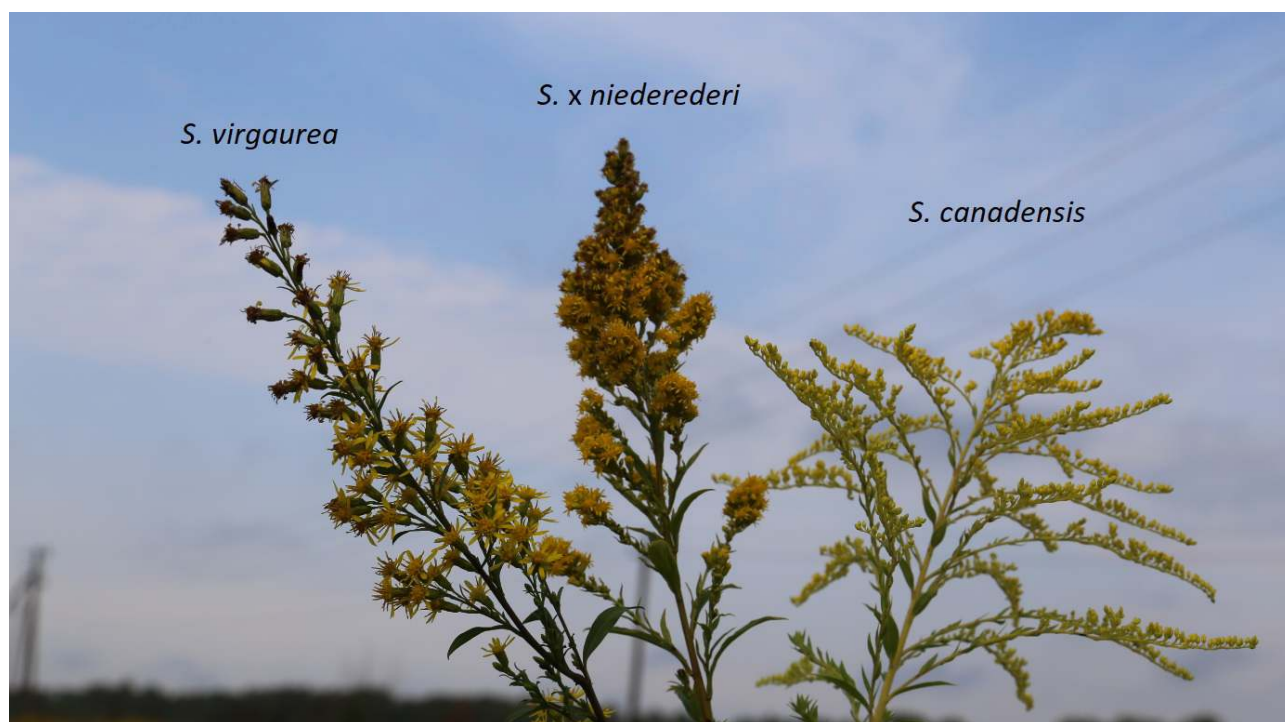


Рис. 1. Структура соцветия *Solidago x niederederi* и родительских видов.

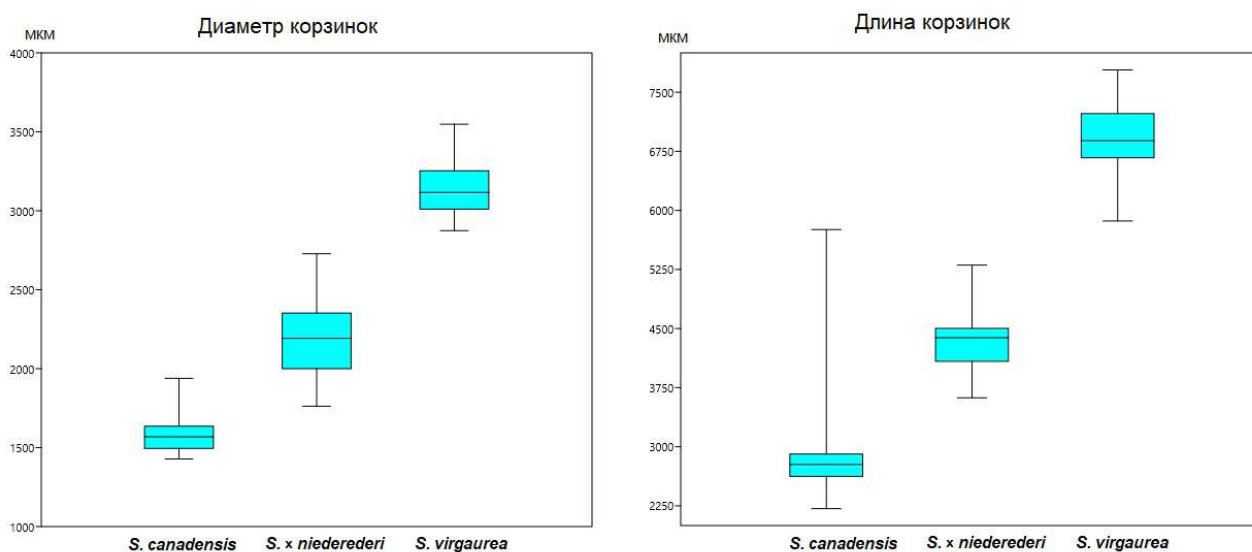


Рис. 2. Параметры корзинок *Solidago x niederederi* и родительских видов: указаны квантили (1-я и 3-я), медиана, максимальное и минимальное значения.



Рис. 3. Корзинки *Solidago x niedereideri* со схемой проведения измерений.

нуклеотидных последовательностей проводилась в программе BioEdit. Полученные данные были размещены в базе данных ГенБанк (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>), в которой эти нуклеотидные последовательности можно найти по присвоенным им дополнительным номерам (Табл. 1).

### Результаты и обсуждение

Основным отличием гибрида *S. x niedereideri* и его родителей является строение побеговых систем (главным образом, структура соцветия, Рис. 1). У *S. canadensis* многочисленные корзинки собраны в раскидистую метелку, у *S. x niedereideri* число корзинок меньше и собраны они в сжатую метелку, тогда как у *S. virgaurea* число корзинок наименьшее, а веточки метелки настолько короткие, что соцветие скорее напоминает колос. Различаются и размеры самих корзинок (Рис. 2). Корзинки *S. x niedereideri* (Рис. 3) имеют овальную форму и по диаметру занимают промежуточное положение между родительскими видами –  $2201 \pm 45$  мкм (среднее  $\pm$  ошибка среднего) при максимальном разбросе от 1762 до 2728 мкм, тогда как для *S. virgaurea* и *S. canadensis* эти величины составляют  $3132 \pm 30$  мкм (2874–3548 мкм)

Табл. 2. Полиморфизм участка ITS для гибридов *Solidago x niedereideri* и родительских видов. Обозначения нуклеотидов приведены в соответствии с правилами IUPAC.

Номер образца	Позиция в выравнивании			
	384	431	508	549
v_1a	T	A	C	A
v_1b	T	A	C	A
v_1c	T	A	C	A
n_2a	Y	M	Y	R
n_2b	Y	M	Y	R
c_3a	C	C	T	G
c_3b	C	C	T	G
c_3c	Y	M	T	R
c_5a	C	C	T	G
v_6a	T	A	C	A
v_6b	T	A	C	A

Табл. 3. Полиморфизм участка gp32-tnL для гибридов *Solidago* × *pedunculata* и родительских видов. Обозначения нуклеотидов приведены в соответствии с правилами IUPAC.

Номер образца	Позиция в выравнивании				894 (900, 923)
	242–264	271–306 (292–330)	739–741 (746–748, 709–714)		
v_1a	–	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTT	T	C	
v_1b	–	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTTGAATTTCT	T	C	
v_1c	–	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTTGAATTTCT	–	C	
n_2a	–	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTTGAATTTCT	–	C	
n_2b	–	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTTGAATTTCT	T	C	
n_2c	–	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTTGAATTTCT	T	C	
c_3a	GAATCTTAATGTTATGCTAAA	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTT	T	A	
c_3b	–	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTTGAATTTCT	TTTT	A	
c_3c	–	–	–	C	
v_4	–	TGCTAAAAGAATAATCTTGTAATTTCTTGAATTTCT	TT	C	
c_5a	–	–	T	C	
c_5b	–	–	TTTT	A	

и  $1591 \pm 22$  мкм (1428–1939 мкм) соответственно. Что касается длины корзинок, то по этому показателю псковские растения *S. × niederederi* нельзя четко отличить от *S. canadensis* из-за высокой вариабельности этого показателя у *S. canadensis*. Тем не менее по средним значениям длин корзинок гибрид также занимает промежуточное положение между родительскими видами (Рис. 2). Побеги *S. canadensis* и *S. × niederederi* опушенные, тогда как побеги *S. virgaurea* голые, блестящие, иногда красноватого цвета. Листья *S. × niederederi* в средней части побега линейно-ланцетные, зубчатые по краю, с тремя четкими жилками (как у *S. canadensis*), а в базальной части побега крупные, яйцевидные, с сетчатым жилкованием (как у *S. virgaurea*).

Для подтверждения гибридного происхождения популяции *S. × niederederi* в окрестностях г. Пскова были проанализированы нуклеотидные последовательности ядерной и хлоропластной ДНК псковских особей (обоих родительских и гибридного видов), а также особей родительских видов из Московской области. Анализ участка ITS показал, что во всех случаях нуклеотидных замен, дифференцирующих *S. virgaurea* и *S. canadensis*, у *S. × niederederi* наблюдаются неоднозначные прочтения (Табл. 2), говорящие о гетерозиготности, что подтверждает гибридное происхождение особей из данной популяции. Один из образцов *S. canadensis* (с\_3с) в трех случаях нуклеотидных замен из четырех показал гетерозиготность, хотя морфологически данный образец не отличался от других особей *S. canadensis*, что говорит о наличии интрогрессивной гибридизации внутри рода *Solidago*. Вероятно, данный образец является бэк-кроссом (т.е. результатом скрещивания *S. × niederederi* с родительским видом *S. canadensis*).

Анализ высоковариабельного межгенного спейсера *gpl32–trnL* не позволил дать однозначный ответ, какой из видов является материнским для *S. × niederederi*, а какой – отцовским. В отличие от результатов, полученных А. Плишко и Ж. Залевской-Галош (2016), наши образцы *S. canadensis* обладают более высокой вариабельностью данного участка хлоропластной ДНК. Так, например, образец с\_3а из Псковской области имеет фрагмент ДНК, который отсутствует у остальных не только псковских, но и подмосковных растений *S. canadensis* (242–264 нуклеотиды, Табл. 3). Участок, занимающий позиции 271–306 в выравнивании наших последовательностей (292–330 для образца с\_3а, Табл. 3) и дифференцирующий родительские виды в польских популяциях (Pliszko and Zalewska-Galosh, 2016), может различаться не только у *S. × niederederi*, но и у обоих родительских видов. Анализ другого некодирующего участка хлоропластной ДНК – *trnL–trnF* также не позволил ответить на этот вопрос, поскольку все

исследуемые образцы оказались идентичны по данному участку. Исходя из полученных данных, мы можем лишь предположить, что в псковской популяции гибридизация протекает в обоих направлениях, но существует и вероятность того, что только один вид может быть материнским, а другой – отцовским, и требуется поиск иных, более вариабельных участков хлоропластной ДНК, что планируется сделать в ближайшее время.

## Выводы

На залежи в окрестностях г. Пскова совместно произрастают популяции трех таксонов – инвазивного вида североамериканского происхождения *S. canadensis* и аборигенного вида *S. virgaurea*, а также их гибрида *S. × niederederi*, что было подтверждено анализом последовательностей участка ITS ядерной ДНК. Так как оба родителя, в особенности *S. canadensis*, являются достаточно полиморфными таксонами, однозначно ответить на вопрос о том, какой из двух видов является материнским, а какой – отцовским, нельзя. С высокой вероятностью можно говорить о наличии интрогрессивной гибридизации внутри рода *Solidago*.

## Благодарности

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН (№19–119012390082–6) при частичной поддержке гранта РФФИ №18–04–00411.

## Список литературы

- Виноградова, Ю.К., Галкина, М.А., 2019. Гибридизация как фактор инвазивной активности чужеродных видов золотарника (*Solidago*). *Журнал общей биологии* 80 (1), 43–56.
- Виноградова, Ю.К., Майоров, С.Р., 2015. Длительность lag-фазы как отражение микроэволюции растений во вторичном ареале. *Материалы XIII Московского совещания по филогении растений «50 лет без К.И. Мейера»*. Макс Пресс, Москва, Россия, 70–74.
- Виноградова, Ю.К., Майоров, С.Р., Хорун, Л.В., 2010. Черная книга флоры Средней России. Геос, Москва, Россия, 512 с.
- Виноградова, Ю.К., Абрамова, Л.М., Акатова, Т.В. и др., 2015. «Черная сотня» инвазивных растений России. *Информационный бюллетень совета ботанических садов стран СНГ* 4 (27), 85–89.
- Abbott, R.J., James, J.K., Milne, R.I., Giles, A.C.M., 2003. Plant introduction, hybridization and gene flow. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 358, 1123–1132.

- Bleeker, W., Schmitz, U., Ristow, M., 2007. Interspecific hybridization between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. *Biological Conservation* 137 (2), 248–253.
- Ellstrand, N.C., Shierenbeck, K.A., 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the American Society of Naturalists* 97 (13), 7043–7050.
- Elton, C.S., 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London, Great Britain, 212 p.
- Karpavičienė, B., Radušienė, J., 2016. Morphological and anatomical characterization of *Solidago × niedereideri* and other sympatric *Solidago* species. *Weed Science* 64 (1), 61–70.
- McGeoch, M.A., Butchart, C.H.M., Spear, D. et al., 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions* 16, 95–108.
- NCBI. Nucleotide. The Nucleotide database is a collection of sequences from several sources, including GenBank, RefSeq, TPA and PDB. Genome, gene and transcript sequence data provide the foundation for biomedical research and discovery. Интернет-ресурс. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide> (дата обращения 28.02.2019).
- Pagitz, K., 2016. *Solidago × niedereideri* (*S. canadensis* × *S. virgaurea* ssp. *virgaurea*) in the Eastern Alps. *Abstracts of Conference “Neobiota 2016”*. Foundation faune-flore, Vianden, Luxembourg, 194.
- Pliszko, A., Zając, M., 2016. Current and potential distribution of *Solidago × niedereideri* (Asteraceae) in Poland. *Abstracts of Conference “Neobiota 2016”*. Foundation faune-flore, Vianden, Luxembourg, 163.
- Pliszko, A., Zalewska-Gałosz, J., 2016. Molecular evidence for hybridization between invasive *Solidago canadensis* and native *S. virgaurea*. *Biological Invasions* 18, 3103–3108.
- Rogers, S.O., Bendich, A.J., 1985. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Molecular Biology* 5, 69–76.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E., Small, R.L., 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94 (3), 275–288.
- Zalapa, J.E., Brunet, J., Guries, R.P., 2009. Patterns of hybridization and introgression between invasive *Ulmus pumila* (Ulmaceae) and native *U. rubra*. *American Journal of Botany* 96, 1116–1128.

## Invasive taxa of the genus *Solidago* L. in the vicinity of the city of Pskov

Maria A. Galkina\*, Yuliya K. Vinogradova

N.V. Tsitsin Main Moscow Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Botanicheskaya str. 4, Moscow, 4127276 Russia

\*[mawa.galkina@gmail.com](mailto:mawa.galkina@gmail.com)

Three taxa of the genus *Solidago* occur in the vicinity of Pskov: *S. virgaurea*, an aboriginal species, *S. canadensis*, an invasive species of North American origin, and their hybrid *S. × niedereideri*. We studied the morphology of the hybrid and parental species. The diameter of the *S. × niedereideri* flower heads is intermediate between those in *S. virgaurea* and *S. canadensis*. The hybridogenic origin of *S. × niedereideri* was demonstrated using molecular analysis of nucleotide sequences of nuclear DNA (ITS region). At present, it is not possible to unequivocally determine which of the parental species was maternal and which was paternal. By analyzing the highly variable noncoding loci of chloroplast DNA (rpl32–trnL), it can be assumed that hybridization proceeds in both directions.

**Keywords:** invasions, hybridization, *Solidago canadensis*, *S. × niedereideri*, *S. virgaurea*, flower heads diameter, ITS region, chloroplast loci rpl32–trnL.