

УДК [582.991:575.858]:575.174.015.3(4-11)

К ВОПРОСУ О ГИБРИДОГЕННОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ *VIDENS* × *DECIPIENS* WARNST.

© 2019 Галкина М.А.*, Виноградова Ю.К.**

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук,
Москва 127276, Россия;
e-mail: *mawa.galkina@gmail.com, **gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 29.03.2019. После доработки 09.08.2019. Принята к публикации 19.08.2019

С помощью анализа нуклеотидных последовательностей ядерного участка ITS подтверждено гибридогенное происхождение вида *Bidens* × *decipiens*, относимого ранее к североамериканскому чужеродному виду *B. connata*. Указано на неправомерность названия «*B. connata*» для таксона, который не произрастает в Северной Америке. Ранее мы тестировали гипотезу о гибридогенном происхождении *B. × decipiens* с помощью ISSR анализа и выявили, что *B. × decipiens* может рассматриваться как комплекс гибридов и бэкриссов *B. cernua* и *B. frondosa*. Анализ ядерного участка ITS и хлоропластного участка trnL-trnF подтвердил гибридогенное происхождение этого таксона и позволил установить, что материнским видом является *B. cernua*, а отцовским – с высокой вероятностью – *B. frondosa*.

Ключевые слова: инвазия, гибридизация, *Bidens*, участок ITS, хлоропластный участок trnL-trnF.

Введение

Проблема воздействия на естественные фитоценозы со стороны инвазионных чужеродных видов находится сейчас в фокусе повышенного внимания учёных всего мира [Gasso et al., 2010; Jeschke, Heger, 2018; Nentwig et al., 2018]. Расширение вторичных ареалов в некоторых случаях ведёт к гибридизации чужеродных видов с близкородственными аборигенными. Доля подобных микроэволюционных преобразований заметно возрастает в связи с увеличением числа антропогенно нарушенных природных местообитаний. Сведения об усилении гибридизационных процессов во вторичном ареале послужили фундаментом для выдвижения одной из гипотез, объясняющих успешность произрастания растений на новой родине [Elton, 1958; Ellstrand, Schierenbeck, 2000]. В непривычных условиях чужеродные виды могут формировать гибриды не только с аборигенными, но и с близкородственными чужеродными растениями, расселяющимися на данной территории. Часто гибриды лучше приспособлены к условиям вторичного ареала, чем родительские таксоны [Abbott et al.,

2003; Bleeker et al., 2007]. Продуктами спонтанной гибридизации с вовлечением одного или обоих чужеродных родителей являются 2% чужеродных видов Европы и 10% инвазионных видов Средней России [Виноградова, Майоров, 2015]. В результате гибридизации сформировались, например, активно расселяющиеся *Reynoutria × bohemica*, *Symphytum × uplandicum*, *Aster × salignus*, *Amelanchier × spicata* и др.

Анализ литературы по проблеме влияния гибридизации на инвазионную активность чужеродных видов выявил как сведения в поддержку гипотезы Ч. Элтона об усилении гибридизационных процессов во вторичном ареале, так и информацию, противоречащую этой гипотезе [Виноградова, Галкина, 2019]. Более того, в большинстве случаев данные о гибридогенном характере того или иного таксона приведены только на основе сходства его морфологических признаков с характеристиками предполагаемых родительских видов. Вероятно, эти таксоны действительно возникли путём спонтанной гибридизации, но с уверенностью говорить об этом нельзя. Ведь

морфологические изменения могли появиться как в результате микроэволюции чужеродных видов в новых условиях, так и вследствие влияния неблагоприятных экологических факторов [Галкина и др., 2015].

В связи с этим целью наших многолетних исследований является прогнозирование скорости дальнейшего внедрения в естественные фитоценозы сформировавшихся во вторичном ареале гибридогенных таксонов с проверкой их гибридного характера экспериментальными и молекулярно-генетическими методами, а также тестирование гипотезы о более высокой конкурентоспособности и инвазионной активности гибридов по сравнению с родительскими видами. Данная работа также содержит обобщение наших предыдущих исследований по видам рода *Bidens*.

Bidens connata Muehl. ex Willd. – североамериканский вид, естественный ареал которого простирается от Аляски на севере до Мексики на юге [Strother, Weedon, 2006]. На родине вид обладает высоким полиморфизмом, и описано несколько его разновидностей: *B. connata* var. *ambiversa* Fassett, var. *anomala* Farwell, var. *fallax* (Warnstorff) Sherff, var. *gracilipes* Fernald, var. *inundata* Fernald, var. *petiolata* (Nuttall) Farwell, var. *pinnata* S. Watson, var. *submutica* Fassett [Sherff, 1937, 1962]. Во второй половине XX в. американские ботаники на основе морфологических признаков высказывали предположения о гибридогенной природе *B. connata* [Crowe, Parker, 1981].

В качестве чужеродного этот вид указывался для Европы [Andreau, Vilà, 2010]. Однако европейские растения, называемые «*B. connata*», по морфологии отличаются от американских образцов. У них внешние листочки обёртки отчётливо листовидные, хорошо развиты, длиной 3–6 см, язычковые цветки отсутствуют, первые настоящие листья менее узкие и с более явно выраженным черешком, чем у *B. connata*, и с меньшим числом зубчиков на листьях, а зубчики, в свою очередь, обычно более крупные и менее регулярно расположенные [Mayorov, Vinogradova, 2013].

Растения из европейских популяций описаны как *B. × decipiens* Warnst. в 1895 г. Ти-

повой эксикатный материал, который собрал сам Карл Варнсторф (Carl Warnstorff) для проекта «Европейский гербарий», хранится в гербариях Эдинбурга (E), Франкфурта (FR) и Карлова университета в Праге (PRC) [Global Plants..., 2019]. В Европе местонахождения *B. × decipiens* малочисленны и расположены на значительном расстоянии друг от друга. Через 50 лет после его описания этот таксон был собран во Франции и Чехии, в 1980-х – в Украине и Беларуси. В России отмечен только в XXI в.: в 2001 г. в Московской обл. [Скворцов, Григорьева, 2005], в 2012 г. в Калужской обл. (МНА: Н.М. Решетникова 20.08.2012), в 2012 г. во Владимирской обл. [Серёгин, 2013], в 2013 г. в Калининградской обл. (МНА: Ю.К. Виноградова, Ю.А. Цыплакова 20.08.2013), в 2015 г. в Ивановской обл. [Борисова, Курганов, 2015]. *B. × decipiens* произрастает в малодоступных районах, вдали от транспортных магистралей. Популяции немногочисленные и малой площади, отмечаются в большинстве случаев в непосредственной близости от популяций родительских видов [Галкина и др., 2015; Галкина, Виноградова, 2017], поэтому наиболее логично предположить, что этот гибрид возникает в разных регионах независимо, а не расселяется из инициальной популяции. Карта постепенного расширения ареала данного вида на восток представлена на рисунке 1.

Ранее мы изучили морфологические признаки особей *B. × decipiens* на территории России и установили, что признаки данного вида являются промежуточными между североамериканской инвазионной *B. frondosa* L. и аборигенной *B. cernua* L. Так, семена *B. × decipiens* покрыты волосками двух типов – дуплексными, из двух клеток (как у *B. frondosa*), и простыми многоклеточными (как у *B. cernua*). Кроме того, семена *B. × decipiens* четырёхгранные и имеют 4 ости (как у *B. cernua*) и покрыты бородавочками (как у *B. frondosa*). Корзинки у *B. × decipiens* по размерам и форме сходны с корзинками *B. frondosa*, а листья цельные, как у *B. cernua*. На основании этих данных мы выдвинули гипотезу о гибридогенном происхождении *B. × decipiens* [Виноградова, Галкина, 2015].



Рис. 1. Ареал *Bidens × decipiens* (= «*B. connata*»)

При этом растения из Калининградской обл. отличались от других изученных популяций по более высокому среднему числу междоузлий главного побега и по числу корзинок, но имели наименьшую высоту и более мелкие листья [Галкина и др., 2014].

При выращивании на экспериментальном участке все эти признаки наследовались. Но растения *B. × decipiens* росли медленнее, чем *B. frondosa*, формировали меньше корзинок и образовывали меньшее число семян, то есть были менее конкурентоспособны [Виноградова, Галкина, 2015; Галкина, Виноградова, 2017].

Исследования методом проточной цитометрии показали, что размер генома *B. decipiens* (= *B. connata*) значительно превышает таковой у *B. frondosa* [Kubešová et al., 2010], и такое различие говорит в пользу гипотезы о гибри-

догенном происхождении таксона. В наших предыдущих исследованиях мы выделили ДНК из гербарных образцов предполагаемых гибридов и родительских особей и провели ISSR анализ (сходство межмикросателлитных участков ДНК), на основании которого был сделан вывод, что изучаемый таксон действительно можно рассматривать как комплекс гибридов и бэккроссов, а родительскими видами являются *B. frondosa* и *B. cernua* [Галкина, Виноградова, 2017].

Цель данной работы – на основе анализа нуклеотидных последовательностей ядерных и хлоропластных участков ДНК окончательно подтвердить гипотезу о том, что на территории Европы расселяется *B. × decipiens* – гибридогенный вид европейского происхождения, и дать ответ на вопрос, какой именно из видов-родителей (североамериканская инвази-

онная *B. frondosa* или аборигенная *B. cernua*) является материнским, а какой – отцовским.

Материалы и методы

Выделение ДНК проводилось СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Из гербарного материала 4 таксонов череды, произрастающей на территории Восточной Европы (в России и Беларуси) выделен 31 образец ДНК (табл. 1). Помимо предполагаемых родительских видов мы включили в анализ один образец

B. tripartita L., собранный во Владимирской обл. в окрестностях пос. Тасинский, где все изучаемые таксоны рода *Bidens* произрастали совместно. В Москве *B. × decipiens* отмечена впервые, находка сделана в парке на территории усадьбы Свиблово в 2018 г., гербарный образец хранится в Гербарии ГБС РАН (МНА).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA Engine Dyad Peltier Thermal Cycler (Biorad, США). Для ядерного участка ITS использовались праймеры

Таблица 1. Образцы исследованных таксонов рода *Bidens* L.

Номер образца	Номер сиквенса участка ITS/trnL-trnF в ГенБанке	Таксон	Дата и место сбора, примечания
de_1a	MK559763/ MK575566	<i>B. × decipiens</i> (= <i>B. connata</i>)	Калужская обл., Милятинское водохранилище, 2013 N54.4914°, E34.3393°
de_1b	MK559764/ MK575567		
de_1c	MK559765/ MK575568		
de_1d	MK559766/ MK575569		
de_2a	MK559767/ MK575570		Калининградская обл., 2013 N54.95°, E20.49°
de_2b	MK559768/ MK575571		
de_2c	MK559769/ MK575572		Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2014, форма с рассечёнными нижними листьями N55.567°, E40.172°
de_2d	MK559770/ –		
de_3a	MK559771/ MK575573		
de_3b	MK559772/ –		
de_3c	MK559773/ MK575574		
de_4a	MK559774/ MK575575		Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2014, форма с цельными нижними листьями N55.567°, E40.172°
de_4b	MK559775/ MK575576		
fr_5a	MK559780/ MK575581	<i>B. frondosa</i>	Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2014. N55.567°, E40.172°
fr_5b	MK559781/ MK575582		Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2018. N55.567°, E40.172°
fr_5c	MK559782/ MK575583		
cr_6a	MK559755/ MK575559	<i>B. cernua</i>	Московская обл., окр. г. Звенигорода, 2014 N55.69°, E36.74°
cr_6b	MK559756/ MK575560		
t_7	MK559754/ MK575558	<i>B. tripartita</i>	Владимирская обл., окр. пос. Тасинский, 2018. N55.567°, E40.172°
cr_8a	MK559757/ MK575561	<i>B. cernua</i>	
cr_8b	MK559758/ MK575562		
cr_8c	MK559759/ –		
cr_9a	MK559760/ MK575563		
cr_9b	MK559761/ MK575564		
cr_9c	MK559762/ MK575565	<i>B. frondosa</i>	Беларусь, Дзержинск, 2018 N53.693°, E27.165°
fr_10a	MK559783/ MK575584		
fr_10b	MK559784/ MK575585	<i>B. × decipiens</i> (= <i>B. connata</i>)	Москва, парк в окр. усадьбы Свиблово, 2018 N55.8639°, E37.6396°
de_11a	MK559776/ MK575577		
de_11b	MK559777/ MK575578		
de_11c	MK559778/ MK575579		
de_13	MK559779/ MK575580		

pnс18s10 (прямой) и с26А (обратный) при температуре отжига 50 °С. Для хлоропластного участка *trnL-trnF* использовались праймеры с (прямой) и f (обратный) при температуре отжига от 0.3 до 65 °С [Shaw et al., 2007]. Очистка ПЦР-продукта для секвенирования осуществлялась в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводилось на автоматическом секвенаторе в ЗАО Синтол. Дальнейшая обработка нуклеотидных последовательностей проводилась в программе BioEdit. Данные отправлены в базу данных ГенБанк [2019], в которой эти нуклеотидные последовательности можно найти по присвоенным им дополнительным номерам (табл. 1). Построение филогенетических деревьев осуществлялось с помощью программы SplitsTree4, а сети гаплотипов – в программе TCS.

Результаты и обсуждение

Полученные данные показывают, что не все особи, определенные как *B. × decipiens*, мы можем назвать гибридами. Дело в том, что в случаях нуклеотидных замен в последовательности ITS, дифференцирующих *B. frondosa* и *B. cernua*, мы сталкиваемся с гетерозиготностью образцов *B. × decipiens* (и, соответственно, неоднозначностью прочтения последователь-

ности) во многих случаях, но всё же не во всех (как этого следовало бы ожидать для гибрида F₁). При этом для каждого из собранных нами образцов *B. × decipiens* характерно хоть сколько-нибудь таких неоднозначных прочтений нуклеотидов (С или Т, А или Т, А или С) (рис. 2) в случае замен, что, конечно, подтверждает гипотезу о гибридогенном происхождении этого таксона. Популяции *B. × decipiens* из разных частей ареала различаются по числу замен.

Так, образцы с берегов Милятинского водохранилища в Калужской обл. демонстрируют в большинстве случаев наличие неоднозначных прочтений в случае нуклеотидных замен, за исключением образца *de_1a*, у которого гетерозиготность наблюдается не во всех случаях замен. Значит, эта популяция является гибридогенной. Кроме того, на берегах Милятинского водохранилища произрастают и оба родительских вида в непосредственной близости от популяции *B. × decipiens*, что косвенно подтверждает эту точку зрения [Галкина, Рябченко, 2013]. Вероятно, отличия образца *de_1a* связаны с наличием интрогрессии, то есть данный образец является бэккроссом, получившимся в результате скрещивания *B. × decipiens* с *B. cernua*, поскольку у этого образца ITS участок ДНК имеет более сильное сходство с *B. cernua*, чем у других. Такая же

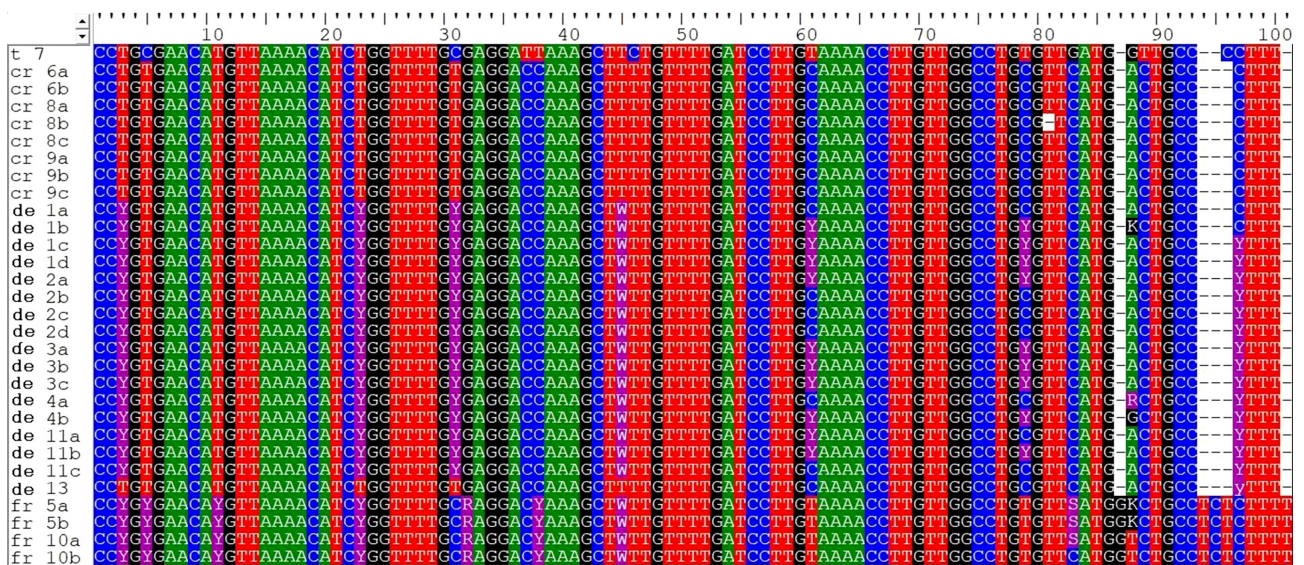


Рис. 2. Фрагмент участка ITS ядерной ДНК различных таксонов рода *Bidens*. Условные обозначения: А – аденин, Г – гуанин, С – цитозин, Т – тимин, «-» – делеция, Y – Т или С, W – А или Т, R – А или G, K – G или Т, S – G или С.

ситуация наблюдается и с особями *B. × decipiens* из Беларуси.

Образцы *B. decipiens* из Калининградской обл., напротив, в большинстве случаев демонстрируют сходство с *B. cernua* в случае замен, а не гетерозиготность, за исключением образца de_2a. В данном случае возможны два варианта – в первом случае, мы собрали образцы бэккроссов и видим результат интрогрессии, во втором случае – родительским видом является другая форма *B. frondosa*, а не повсеместно расселившаяся *B. frondosa* var. *frondosa*. Второй вариант заслуживает внимания, поскольку Калининградская обл. ближе, чем другие изученные регионы, расположена к Германии и Польше, где в середине XX в. была отмечена *B. frondosa* f. *anomala* [Виноградова и др., 2010], отличающаяся направленными вверх остями семянков. В последнее время были найдены и другие формы *B. frondosa*: с немногочисленными мелкими язычковыми цветками, с короткими листочками обёртки, не достигающими половины длины корзинки; с длинными листочками наружного круга обёртки; с опушёнными стеблями и листьями; с 5–7 рассечёнными листьями и др. [Galkina et al., 2015]. Для подтверждения или опровержения каждого из вариантов нужны дополнительные исследования в этом регионе с участием нескольких популяций *B. × decipiens* и растущих поблизости родительских видов, что авторы настоящей работы планируют сделать в ближайшее время.

Среди растений *B. × decipiens*, собранных во Владимирской обл., чётко выделяются две формы, различающиеся по нижним листьям – с рассечённой листовой пластинкой (образцы de_3a, de_3b, de_3c) и с цельной листовой пластинкой (de_4a, de_4b). Как оказалось, эти формы имеют генетические различия, но образцы 4a и 4b по последовательностям участка ITS также не являются идентичными. В данном случае оценить, какая из форм ближе к *B. cernua*, а какая к *B. frondosa*, можно только с использованием статистических методов.

Растение, собранное на территории усадьбы Свиблово и на основании совокупности морфологических признаков определённое

как *B. × decipiens*, по участку ITS обладает очень высоким сходством с *B. cernua*. Однако в одном случае этот образец всё-таки обладает гетерозиготностью при нуклеотидных заменах, дифференцирующих *B. cernua* и *B. frondosa*, поэтому мы не можем сказать, что данная особь является формой *B. cernua*, по всей вероятности, это результат интрогрессивной гибридизации (рис. 2). Возможно, в случае интрогрессивной гибридизации образуются бэккроссы не только *B. × decipiens × B. cernua*, но и *B. × decipiens × B. frondosa*.

Интересно, что неоднозначные прочтения определённого нуклеотида наблюдаются и для всех образцов *B. frondosa* в одной и той же позиции, но они не связаны с нуклеотидными заменами у других таксонов (рис. 2). Не исключено, что сама *B. frondosa* является видом гибридного происхождения. Об этом, в частности, косвенно свидетельствует высокий полиморфизм этого вида в его естественном ареале.

На основании нуклеотидных последовательностей участка ITS в программе SplitsTree методом UPGMA построена дендрограмма (рис. 3). С высокой вероятностью (со 100%-й бутстреп-поддержкой) выделились две клады и отдельно – образец t_7 (*B. tripartita*). Одна клада отделилась по видовой принадлежности: образцы *B. frondosa* (fr_5a, fr_5b, fr_10a, fr_10b), а в другую вошли все образцы *B. × decipiens* и *B. cernua*, что говорит об их высоком сходстве.

По trnL-trnF участку хлоропластной ДНК образцы *B. × decipiens* и *B. cernua* не имеют различий (это касается всех растений, в том числе и собранных в разных регионах), тогда как *B. frondosa* от данных таксонов дифференцируют 6 замен по 1–2 нуклеотида и делеция из 7 нуклеотидов (рис. 4). *B. tripartita* имеет другую делецию (рис. 4), которая отсутствует у остальных таксонов, что ещё раз косвенно подтверждает её непричастность к гибридогенному происхождению *B. × decipiens*. Это означает, что аборигенная *B. cernua* является материнским видом, а *B. frondosa* – отцовским.

Дендрограмма, составленная методом UPGMA для хлоропластных участков ДНК

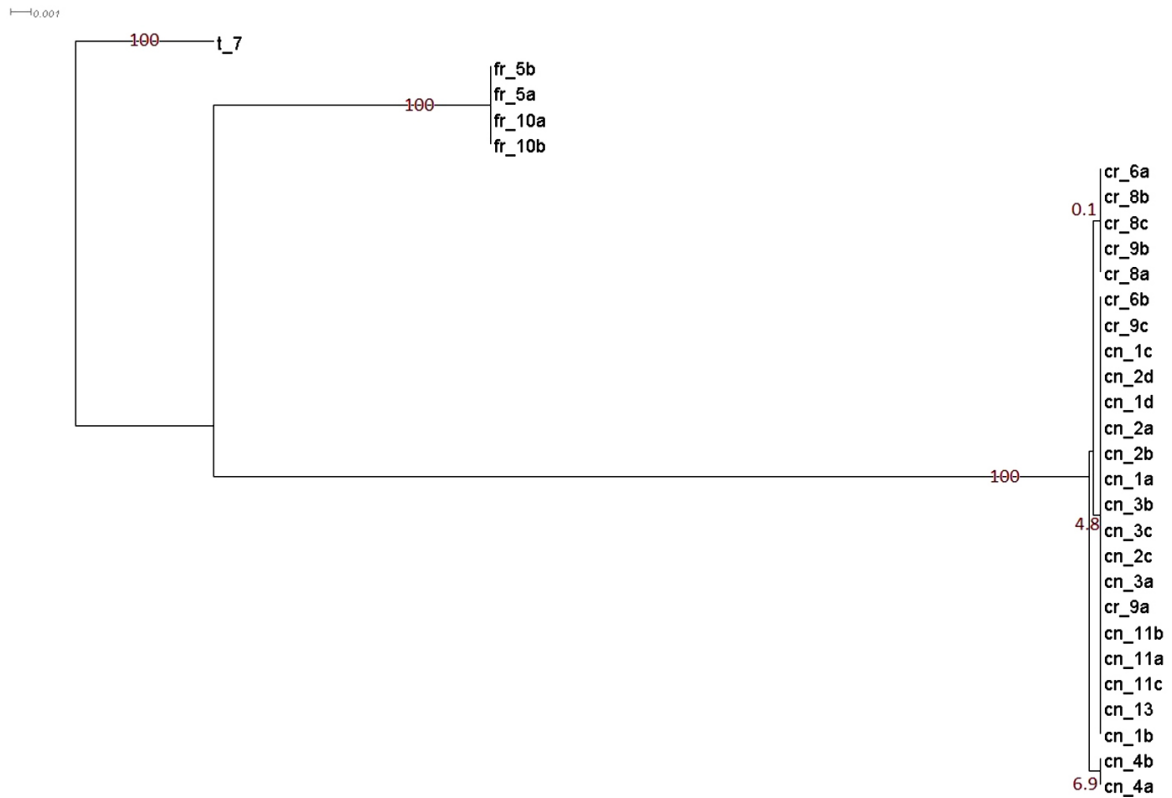


Рис. 3. Дендрограмма, построенная на основании анализа ITS участка ДНК различных таксонов *Bidens* с данными бутстреп-поддержки.

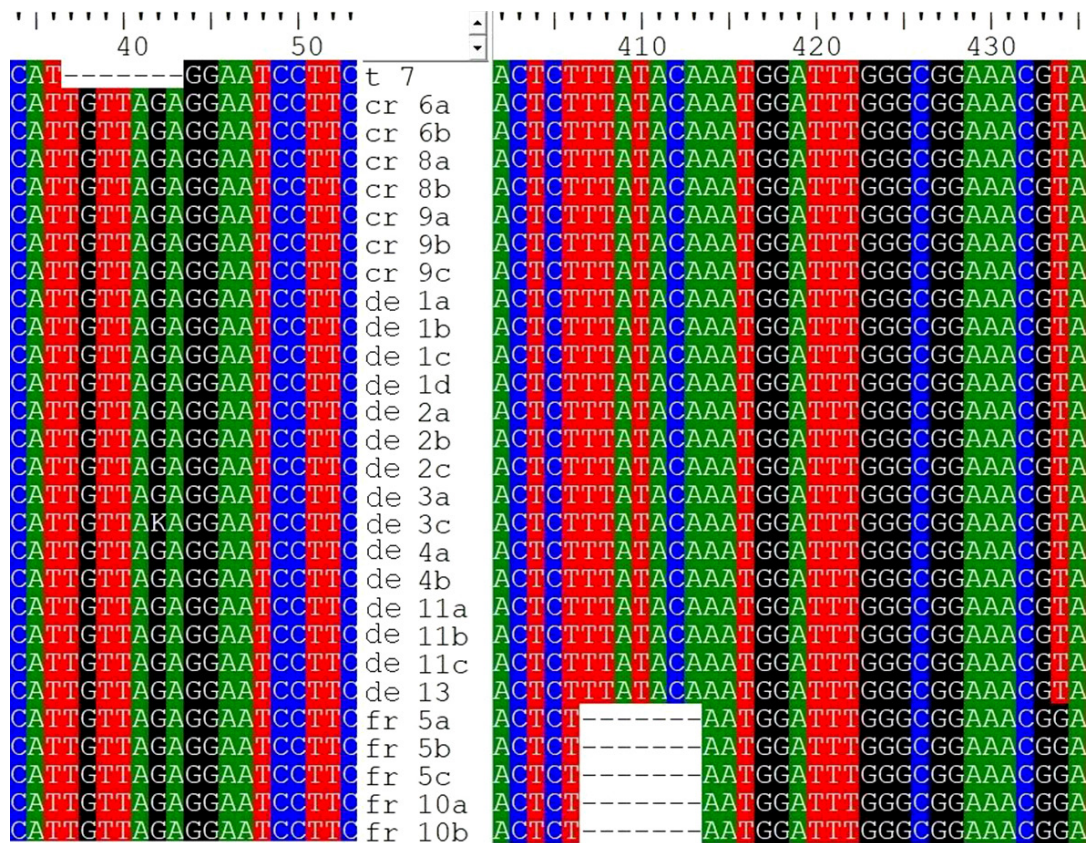


Рис. 4. Фрагменты межгенного спейсера trnL-trnF хлоропластной ДНК различных таксонов рода *Bidens*. Условные обозначения: А – аденин, G – гуанин, С – цитозин, Т – тимин, «-» – делеция.

показывает несколько другую картину. С вероятностью, близкой к 100%, выделились образцы *B. frondosa*, но по хлоропластному участку они показали больший полиморфизм, чем по ядерному. Так, сильнее оказались выражены внутривидовые различия между особями *B. frondosa* из Владимирской обл., чем различия между особями данного вида из разных популяций. Образец *B. tripartita* (t_7) отделился, как и при анализе участка ITS, что логично ввиду наличия делеции из 7 нуклеотидов, отсутствующей у остальных таксонов (рис. 5). *B. × decipiens* и *B. cernua* также вошли в одну кладу, но при этом внутри этой клады отделились все образцы *B. cernua*, кроме собранных в Беларуси, которые вошли в одну субкладу вместе со всеми образцами *B. × decipiens*, что показывает их существенное сходство.

По результатам анализа нуклеотидных последовательностей участков ITS и trnL-trnF все образцы разделились на несколько гаплотипов (рис. 6). При этом практически все образцы *B. × decipiens* (за исключением образца de_4b)

вошли в один гаплотип с несколькими образцами *B. cernua*, что подтверждает гипотезу о том, что этот вид является одним из родителей *B. × decipiens*. В случае с участком trnL-trnF все образцы *B. × decipiens* образовали один гаплотип (рис. 6, В), но при этом каждый образец *B. cernua* оказался отнесён к собственному отдельному гаплотипу, что говорит о высоком полиморфизме этого вида в естественном ареале. Исключение составляют белорусские образцы cr_9a, cr_9b, cr_9c, вошедшие в один гаплотип с образцами *B. × decipiens*.

Чужеродная *Bidens frondosa* входит в ТОП-100 наиболее агрессивных инвазионных видов России [Виноградова и др., 2015; Самые опасные..., 2018], а гибриды чужеродных видов нередко оказываются не менее успешными в условиях новой родины, чем их родители [Zalapa et al., 2009]. Поэтому, несмотря на немногочисленность находок *B. × decipiens* в настоящее время, вид может представлять существенную угрозу флористическому разнообразию России в дальнейшем. В некоторых европейских странах этот вид уже вызывает

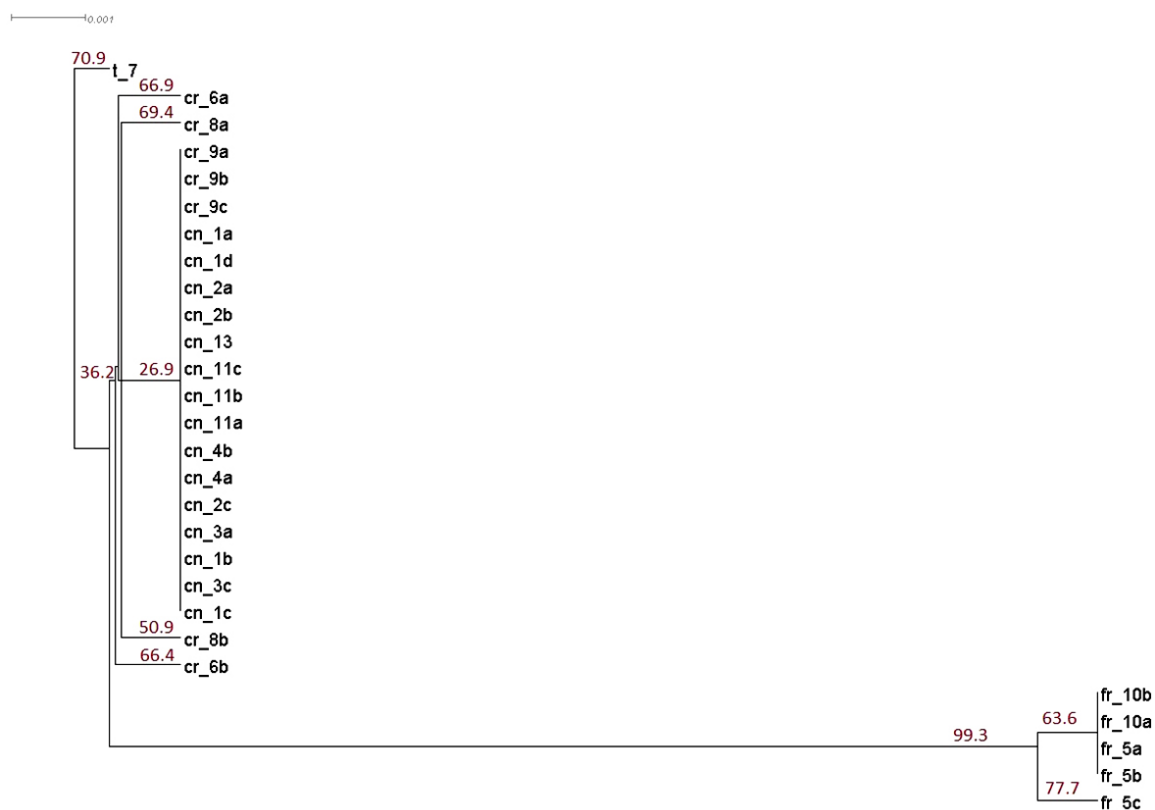


Рис. 5. Дендрограмма, построенная на основании анализа хлоропластного межгенного спейсера trnL-trnF различных таксонов *Bidens* с данными бутстреп-поддержки.

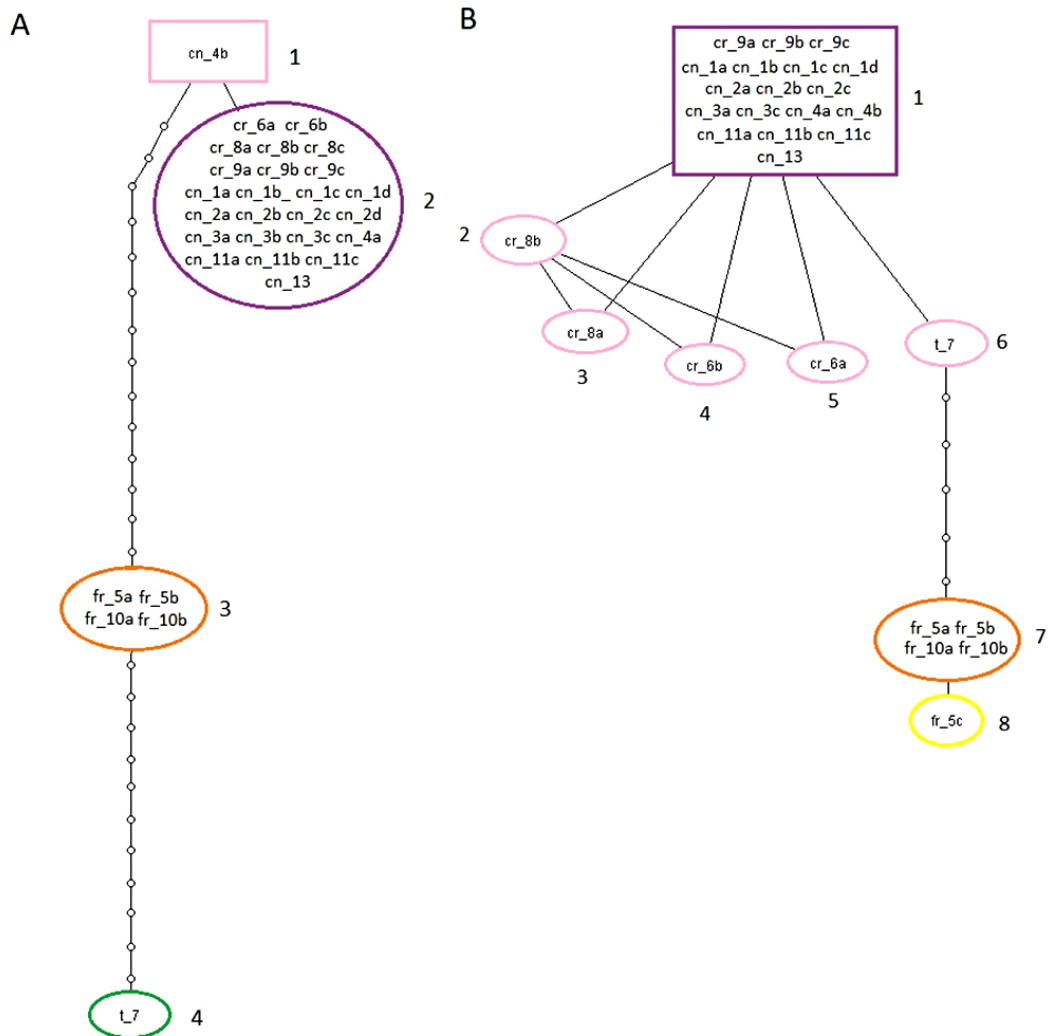


Рис. 6. Сети гаплотипов образцов рода *Bidens* по участкам ДНК: ядерный, ITS (А) и хлоропластный, trnL-trnF (В).

серьёзные опасения, например, в Испании *B. × decipiens* (указана как *B. connata*) ещё не широко распространена, но её уже включили в список потенциально инвазионных видов страны [Andreau, Vilà, 2010]. Швейцарскими ботаниками установлено, что при выращивании *B. × decipiens* совместно с редкими аборигенными видами череда опережала их в наборе биомассы, хотя в целом различия нельзя было назвать значительными [Dawson et al., 2012]. В последнее время *B. × decipiens* (под названием «*B. connata*») включена и в список инвазионных видов Беларуси [Растения-агрессоры..., 2017; Mialik, 2018].

Заключение

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что *B. × decipiens* отличается

низким полиморфизмом. Наиболее полиморфным таксоном является *B. cernua*, и мы можем предположить наличие интрогрессивной гибридизации *B. × decipiens* с материнским видом.

Анализ ITS и trnL-trnF последовательностей показал, что *B. × decipiens* имеет гибридогенное происхождение, и её материнским видом является аборигенная череда *B. cernua*, а отцовским, по всей вероятности, инвазионная *B. frondosa*. Сложности с однозначным определением отцовского вида заключаются в том, что в некоторых случаях мы наблюдаем очень мало неоднозначных прочтений (указывающих на гетерозиготность) в случае нуклеотидных замен, различающих родительские виды. По всей вероятности, *B. × decipiens* в нынешнем виде возникла уже путём интрогрессии, од-

нако стоит отметить, что морфологических различий между предполагаемыми гибридами (белорусские и калужские особи) и предполагаемыми бэкротами (московское растение и калининградские особи) не было выявлено.

Можно предложить и другое объяснение – в качестве второго родительского вида выступает не повсеместно распространившаяся в Европе *B. frondosa* var. *frondosa*, а какая-то другая форма, но тот факт, что в большинстве случаев популяции *B. × decipiens* произрастали совместно с популяциями *B. frondosa* var. *frondosa*, говорит не в пользу этой гипотезы. Стоит отметить, что и сама *B. frondosa*, возможно, является видом гибридного происхождения.

Несмотря на немногочисленность находок *B. × decipiens* в настоящее время, вид может представлять существенную угрозу флористическому разнообразию России в дальнейшем, поскольку он отмечен как инвазивный в ряде стран Европы.

Финансирование работы

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

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Борисова Е.А., Курганов А.А. Новые и редкие виды Ивановской области // Бот. журн. 2015. Т. 100. №5. С.504–507.
- Виноградова Ю.К., Абрамова Л.М., Акатова Т.В. и др. «Чёрная сотня» инвазивных растений России // Информационный бюллетень совета ботанических садов стран СНГ. 2015. Т. 4. № 27. С. 85–89.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А. О возможности гибридного происхождения *Bidens connata* // XIII Московское совещание по филогении растений. 50 лет без К.И. Мейера. Матер. междунар. конф. (Москва, 2–6 февраля 2015 г.). М.: МАКС Пресс, 2015. С. 64–69.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А. Гибридизация как фактор инвазивной активности чужеродных видов золотарника (*Solidago*) // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 1. С. 1–15.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. Длительность латенции как отражение микроэволюции растений во вторичном ареале // XIII Московское совещание по филогении растений «50 лет без К.И. Мейера». Матер. междунар. конференции 2–6 февр. 2015 г. М.: МАКС Пресс, 2015. С. 70–74.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.
- Галкина М.А., Виноградова Ю.К. Гибридизация некоторых чужеродных и аборигенных таксонов рода *Bidens* L. в Восточной Европе // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 4. С. 406–412.
- Галкина М.А., Виноградова Ю.К., Шанцер И.А. Биоморфологические особенности и микроэволюция инвазивных видов рода *Bidens* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. № 4. С. 382–392.
- Галкина М.А., Махия Л.М., Виноградова Ю.К., Рябченко А.С. Морфологические особенности *Bidens connata* Muehl. ex Willd. в разных частях вторичного ареала (европейская часть России, Украина) // Интродукция растений. 2014. № 2 (62). С. 43–49.
- Галкина М.А., Рябченко А.С. О видах рода *Bidens* на берегах Милятинского водохранилища в Калужской области // Вестник Тв. гос. ун-та. Сер. биол. и экол. 2013. Вып. 32. № 31. С. 75–83.
- ГенБанк (электронная база данных) // (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>). Проверено 29.03.2019.
- Растения-агрессоры. Инвазивные виды на территории Беларуси / Д.В. Дубовик и др. Минск: Беларуская Энциклапедыя імя Пятруся Броўкі, 2017. 192 с.
- Самые опасные инвазивные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. (<http://www.sevin.ru/Top100Worst/monograph.html>). Проверено 27.03.2019.
- Серёгин А.П. Важнейшие новые флористические находки во Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118, вып. 3. С. 65–66.
- Скворцов В.Э., Григорьева О.В. *Bidens connata* Muehl. ex Willd. (Asteraceae) – новый вид для флоры России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 1. С. 65–67.
- Abbott R.J., James J.K., Milne R.I. et al. Plant introduction, hybridization and gene flow. // Philosophical Transactions of the Royal Society. 2003. No. 358. P. 1123–1132.
- Andreu J., Vilà M. Risk analysis of potential invasive plants of Spain // Journal for Nature Conservation. 2010. Vol. 18. Is. 1. P. 34–44.
- Bleeker W., Schmitz U., Ristow M. Interspecific hybridization between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity // Biological Conservation. 2007. Vol. 137. No. 2. P. 248–253.

- Crowe D.R., Parker W.H. Hybridization and agamospermy of *Bidens* in north-western Ontario // *Taxon*. 1981. Vol. 30. No. 4. P. 749–760.
- Dawson W., Fisher M., van Kleunen M. Common and rare plant species respond differently to fertilisation and competition, whether they are alien or native // *Ecology letters*. 2012. Vol. 15. Is. 8. P. 873–880.
- Ellstrand N.C., Shierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // *Proc. Nat. Amer. Soc.* 2000. Vol. 97. No. 13. P. 7043–7050.
- Elton C.S. *The ecology of invasions by animals and plants*. London, Methuen, 1958. 212 p.
- Galkina M.A., Vinogradova Yu.K., Shanzer I.A. Biomorphological Features and Microevolution of the Invasive Species *Bidens* L. in European Russia // *Biology Bulletin*. 2015. Vol. 42. No. 4. P. 315–325.
- Gasso N., Basnou C., Vila M. Predicting plant invaders in the Mediterranean through a weed risk assessment system // *Biological Invasions*. 2010. Vol. 12. P. 463–476. DOI: 10.1007/s10530-009-9451-2/
- Global Plants on JSTOR // (<https://plants.jstor.org>). Проверено 29.03.2019.
- Jeschke J., Heger T. *Invasion biology: hypotheses and evidence*. CABI International, Wallingford. 2018. 190 p.
- Kubešová M., Moravcová L., Suda J., Jarošík V., Pyšek P. Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora // *Preslia*. 2010. Vol. 82. P. 81–96.
- Mayorov S.R., Vinogradova Yu.K. Formation of secondary distribution range and intraspecific variability of *Bidens connata* // 12th Reunion on Ecology and Management of Alien Plant Invasions. 22–26 Sept. 2013. Pirenopolis, Brazil, 2013. P. 119.
- Mialik A. Invasive species of the flora of the central part of the Belarusian Polesye // *Actual Environmental Problems: Proceedings of the VIII International Scientific Conference of young scientists, graduates, master and PhD students, November 22–23 2018, Minsk, Republic of Belarus/ ISEI BSU*; edited by S.A. Maskevitch, S.S. Poznjak. Minsk, 2018. P. 131–132.
- Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Vilà M. More than “100 worst” alien species in Europe // *Biological Invasions*. 2018. Vol. 20. P. 1611–1621. doi: 10.1007/s10530-017-1651-6.
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Molecular Biology*. 1985. No. 5. P. 69–76.
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. 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*. 2007. Vol. 94. No. 3. P. 275–288.
- Sherff E.E. The genus *Bidens* // *Publications of Field Museum of natural history. Botan. Ser. V. XVI*. Chicago, USA, 1937. P. 16–74.
- Sherff E.E. Further notes on the distribution of *Bidens connata* vars. *pinnata* and *gracilipes* // *Rhodora*. 1962. Vol. 64. No. 757. P. 23–28.
- Strother J.L., Weedon R.R. *Bidens* Linnaeus, Sp. Flora of North America. Oxford: Univ. Press, 2006. Vol. 21. P. 205–206.
- Zalapa J.E., Brunet J., Guries R.P. Patterns of hybridization and introgression between invasive *Ulmus pumila* (Ulmaceae) and native *U. rubra* // *American Journal of Botany*. 2009. No. 96. P. 1116–1128.

ON THE ISSUE OF HYBRIDOGENIC ORIGIN OF *BIDENS* × *DECIPIENS* WARNST.

© 2019 Galkina M.A.*, Vinogradova Yu.K.**

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 127276, Russia;
e-mail: *mawa.galkina@gmail.com, **gbsad@mail.ru

By analyzing the nucleotide sequences of the ITS nuclear site, the hybrid origin of the *Bidens* × *decipiens* species, previously referred to the North American alien species *B. connata*, was confirmed. The name “*B. connata*” is indicated as ineligible for a taxon that does not grow in North America. Previously, we tested the hypothesis of hybrid origin of *B. × decipiens* using the ISSR analysis and revealed that *B. × decipiens* can be considered as a complex of hybrids and backcrosses of *B. cernua* and *B. frondosa*. Analysis of the ITS nuclear site and the trnL-trnF chloroplast site confirmed the hybrid origin of this taxon and made it possible to establish that *B. cernua* is the maternal species, and *B. frondosa* with a high probability is the paternal species of the taxon.

Key words: invasion, hybridization, *Bidens*, ITS site, chloroplast trnL-trnF site.