

## БИОМОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС *ADENOCAULON ADHAERESCENS* MAXIM. (ASTERACEAE) – ИНВАЗИОННОГО ВИДА В МОСКОВСКОМ РЕГИОНЕ

© 2022 Виноградова Ю.К.<sup>а, \*</sup>, Галкина М.А.<sup>а, \*\*</sup>, Майоров С.Р.<sup>б</sup>, Карташова А.С.<sup>б</sup>,  
Шелепова О.В.<sup>а, \*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, 127276, Россия;

<sup>б</sup> Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234, Россия;

e-mail: \*gbsad@mail.ru; \*\*mawa.galkina@gmail.com; \*\*\*shov\_gbsad@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2021. После доработки 13.07.2022. Принята к публикации 12.08.2022

Подведены итоги изучения единственного вида, который «сбежал» из Главного ботанического сада (ГБС РАН) и внедрился в антропогенно нарушенные территории Московского региона – *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. Описана история преднамеренной интродукции вида и этапы формирования спонтанной инвазионной популяции. Дана характеристика фитоценотической приуроченности и местообитаний вида. Приведены сведения о численности и возрастной структуре локальных популяций, о семенной продуктивности растений в первичном и вторичном ареале, о возможности вегетативного размножения растений. Описаны онтогенетические состояния растений с характеристикой морфометрических признаков на разных этапах онтогенеза. Выполнен сравнительный анализ морфометрических признаков семян, листьев, соцветий в первичном и вторичном ареалах вида. Проведён молекулярно-генетический анализ образцов *A. adhaerescens* из естественного и вторичного ареалов и близкородственных видов рода *Adenocaulon*, который подтвердил правомерность признания *A. adhaerescens* в качестве самостоятельного вида. Описаны диагностические признаки *A. adhaerescens*. Приведены сведения о результатах борьбы с этим инвазионным видом в ГБС РАН и даны рекомендации по мерам контроля расселения *A. adhaerescens*.

**Ключевые слова:** *Adenocaulon*, инвазия, Дальний Восток, вторичный ареал, ботанический сад, таксономия, молекулярно-генетический анализ, морфометрические признаки листа.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-52-68

### Введение

Общеизвестно, что некоторые инвазии чужеродных растений, которые в настоящее время угрожают Европе, могли бы быть пресечены, если бы в каждой стране был высокий уровень понимания опасности инвазионных видов. Ускорение темпов инвазий растений побудило Конгресс европейских ботанических садов Eurogard V, проходивший в 2009 г., сформулировать новые цели для ботанических садов: признать риск культивирования чужеродных видов растений и информировать другие ботанические сады о каждом случае «бегства» растения из культуры [Jebb, 2009; Eurogard, 2021]. Единственный вид, который более чем за 70 лет «ускользнул» из культуры в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН, Москва (далее ГБС)) и внедрился в антропо-

генно нарушенные территории Московского региона – *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. [Виноградова, 2013]. Сочетание семенного и вегетативного размножения, вспышка численности вида в последние несколько лет и захват им новых участков вне границ ботанического сада делает *A. adhaerescens* опасным чужеродным видом в г. Москве. Он включён в «Чёрную книгу» флоры Средней России как потенциально инвазионный вид [Виноградова и др., 2010].

Поскольку для минимизации ущерба от нежелательных растений нужно, в первую очередь, исследовать их биоморфологические особенности [Дгебуадзе, 2014], в ГБС РАН параллельно с уничтожением инвазионной популяции вот уже свыше 15 лет проводится комплексное изучение этого вида. Как правило, начальный этап формирования спонтанной инвазионной популяции плохо

изучен, поскольку на чужеродный вид обращают внимание тогда, когда он уже натурализовался во вторичном ареале [Виноградова, 2010]. В данном случае ситуация обратная, и мы имеем материал, позволяющий проследить все этапы дичания вида.

*Adenocaulon adhaerescens* – короткостебельный травянистый поликарпик с удлинёнными симподиально нарастающими побегами [Безделев, Безделева, 2006]. Побеги высотой 30–80 см, прямые, бороздчатые, вверху густо опушены железистыми волосками, внизу часто почти голые. Корневища короткие (~1–3 см). Ось соцветия, помимо железистого, имеет также беловойлочное опушение. Нижняя поверхность листовой пластинки белоопушённая, верхняя – голая.

Мелкие корзинки собраны в сложное соцветие – метёлку. Обёртка корзинок чашевидной или блюдцеобразной формы, диаметром 4–8 мм. Листочков обёртки 4–8, в 1–2 рядах, от овальных до продолговатых, более или менее равные, туповершинные. Цветоложе выпуклое, гладкое. Внешние 3–12 (в среднем 8) цветков пестичные с белым или желтоватым актиноморфным или неясно зигоморфным венчиком (более или менее двугубым); стаминодии крошечные, 4–5 шт.; рыльце пестика относительно короткое. Внутренние функционально мужские цветки в числе 2–16 (в среднем 10–12) актиноморфные, с 5 белыми или желтоватыми лепестками. Пыльцевые зёрна не деформированные, жизнеспособные, имеют среднюю длину полярной оси  $33 \pm 0.4$  мкм и средний экваториальный диаметр  $21 \pm 0.3$  мкм [Ганина, Виноградова, 2019]. Семянки булавовидные, собраны по 7–9 штук в оригинальные «звёзды» (рис. 1). На дистальном конце семянки имеются трихомы эпидермального происхождения, состоящие из одной или многих секреторных клеток головки и нежелезистых клеток ножки [Fahn, 1988]. В естественном ареале выявлено несколько цитотипов *A. adhaerescens*:  $2n = 20, 38, 46, 48$  [Bittmann, 1990a].

На территории России *A. adhaerescens* естественно произрастает в Дальневосточном Федеральном округе: в Забайкальском крае, Амурской и Сахалинской областях (о. Кунашир), Хабаровском и Приморском кра-

ях [Meyer, Walker, 1965; Ворошилов, 1966; Баркалов и др., 1992; Кожевников, 1992]. На о. Сахалин, по-видимому, является чужеродным [Fukuda et al., 2002].

Для преднамеренной интродукции семена *A. adhaerescens* были собраны в 1953 г. на ст. Океанская близ Владивостока и высеяны в ГБС на экспозиции растений Дальнего Востока [Двораковская, 1990]. В 1954 г. из этих семян выросло 7 экземпляров, из которых к осени 1955 г. осталось 5, а к 1956 г. – 2. Эти два растения и стали родоначальниками интродукционной, а позднее и инвазионной, популяции. В 1957 г. отмечено самовозобновление *A. adhaerescens*, а число экземпляров выросло до 11. Популяция медленно росла и в последующие годы, однако до 1963 г. число особей не превышало 20. С 1964 г. популяция настолько выросла, что подсчёт растений перестал проводиться, а в картотеке было записано: «Образовалась куртина» [Рыхликова, Виноградова, 2006]. Через 25 лет несколько спонтанно появившихся растений были отмечены за пределами экспозиции [Скворцов и др., 1979]. В 1980-х гг. *A. adhaerescens* обнаружен в большом количестве в ГБС по долине р. Лихоборка [Игнатов и др., 1988; 1990]. В 1997 г. вид впервые зарегистрирован за пределами ГБС у станции метро «Ботанический сад» [MW0538552; Сорокин, Серёгин, 2011]. В 2005 г. *A. adhaerescens* проник в парк Останкино и на ВДНХ, которые граничат с ГБС, а в 2007 г. отмечен на западе Москвы, далеко от территории ГБС, в рекреационном лесу у станции метро «Щукинская» [Виноградова, 2013]. Наконец, в 2013 г. *A. adhaerescens* зарегистрирован в Ботаническом саду Витебска, Беларусь [Джус и др., 2013]. По-видимому, он был непреднамеренно завезён туда из ГБС вместе с другими живыми растениями. *A. adhaerescens* высажен также в Ботаническом саду МГУ на Ленинских горах, но за пределы территории сада пока не вышел [Mayogov et al., 2021].

Исследование, проведённое в 2020 г., продемонстрировало дальнейшее расселение *A. adhaerescens* в Московском регионе: обнаружено 4 новых локальных инвазионных популяции в центре Москвы на ул. Фадеева, в Измайловском парке, Зеленограде и

в окрестностях г. Лобня Московской области [Mayorov et al., 2021].

В естественном ареале, по нашим наблюдениям 2007 и 2019 гг. в Приморском крае, *A.*

*adhaerescens* предпочитает влажные местообитания: он массово распространяется по долинным лесам, днищам оврагов, берегам рек, обочинам старых лесных дорог. Небольшие



**Рис. 1.** а – весенний сеянец в фазе семядолей; б – озимый сеянец (снято в тот же день); с – сеянцы в фазе первого листа; д – яровые и озимые всходы; е – корневище с почками возобновления; ф – однолетнее растение в фазе плодоношения (озимое?); г – плоды; h – крупная инвазионная популяция в окрестностях Зеленограда.

популяции отмечены нами по берегам залива Петра Великого на слабозадренённых участках. Произрастает под пологом практически всех доминирующих лесных пород в дубовых и кедрово-широколиственных лесах. Местообитания в основном слабонарушенные [Виноградова, 2013].

В ГБС произрастает в аналогичных условиях: встречается вдоль троп и дорожек по всей территории Сада и образует локальные микропопуляции площадью до 10 м<sup>2</sup> и плотностью до 50 растений на 1 м<sup>2</sup> только в густой тени. На экспериментальных площадках, заложенных на солнечном месте, ювенильные особи через полтора месяца после прорастания уже имели жёлтые листья и в середине лета погибли [Виноградова, 2013].

По нашим подсчётам, в 2018 г. на территории ГБС (360 га) произрастало 5890 растений. Обычно можно видеть одиночные генеративные особи с окружающими их ювенильными растениями. Средняя плотность генеративных растений на территории ГБС оценивается как 0.0016 шт/м<sup>2</sup>. В Шукинском лесопарке зарегистрировано 500 растений, что составляет 0.0023 растения на 1 м<sup>2</sup> [Ганина, Виноградова, 2019]. Так же, как и в естественном ареале, *A. adhaerescens* встречается под пологом всех доминирующих древесных пород Московского ботанико-географического региона – *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Picea abies*. Местообитания его также слабонарушенные; в качестве сопутствующих растений в сообществах регистрируются как аборигенные сорные и полусорные виды: *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Ajuga reptans*, *Glechoma hederacea*, *Plantago major*, так и другие чужеродные виды: *Geum macrophyllum*, *Impatiens parviflora*. В некоторых местах вид доминирует в травянистом ярусе, особенно вдоль троп и дорожек, где его проективное покрытие может достигать 100%.

В естественном ареале *A. adhaerescens* настолько сильно страдает от болезней и вредителей, что для гербария с трудом удаётся собрать экземпляр с неповреждёнными листьями. Во вторичном ареале повреждается вредителями слабо и лишь в конце вегетационного периода [Виноградова, 2013].

Вероятно, аналогично близкородственному викарному виду *A. bicolor* [Berch et al., 1988], *A. adhaerescens* способен к образованию микоризы.

Выявлено, что *A. adhaerescens* может стать потенциальным источником антиоксидантов для улучшения противоокислительной системы защиты человека. Наиболее высокой антиоксидантной активностью обладают молодые листочки, собранные в течение 1–2 недель после таяния снега, а также соцветия в стадии начала цветения. Однако и вся надземная часть растений отличается повышенным содержанием веществ с антиоксидантной активностью: спиртовые экстракты ингибируют радикал DPPH на 76–81%, а водные – на 32–67%. Растения из естественного и вторичного ареала не имеют существенных различий по содержанию веществ антиоксидантной активности [Vinogradova et al., 2019; Vinogradova et al., 2020].

Размножается *A. adhaerescens* преимущественно семенным способом. В одной корзинке формируется 5–12 семян (в среднем –  $8.0 \pm 1.4$ ; CV = 18%), каждое растение 3–4-го года жизни образует от 78 до 318 корзиночек (в среднем –  $199 \pm 73$ ; CV = 37%). Таким образом, одно растение в среднем продуцирует около 1.5 тыс. семян [Рыхликова, Виноградова, 2006]. Иногда семян в корзинке может быть и больше – до 16–18. Как показал прямой пересчёт, самые крупные растения могут формировать до 5000 семян ежегодно [Mayorov et al., 2021]. Семена распространяются антропо- и зоохорно, поскольку имеют клейкие желёзки и прилипают к одежде людей, шерсти животных и перьям птиц.

В естественном ареале размеры семян варьируют в зависимости от пункта сбора образцов: на о. Русский семена достоверно мельче (5.4×1.9 мм), чем в остальных изученных популяциях Приморского края (6.7×2.3 мм). Растения из вторичного ареала отличаются от растений естественного ареала не по размерам семян и не по числу семян в корзинке, а по числу формирующихся на генеративном побеге корзиночек: в Москве число корзиночек у растений второго года жизни в среднем 25–30, тогда как в естественном ареале 46–77. Таким образом, семенная про-

дуктивность одного растения в естественном ареале в два-три раза выше, чем во вторичном ареале [Vinogradova, Gorbunov, 2020].

Установлено, что в конце вегетационного сезона семенной банк *A. adhaerescens* локализован в верхнем слое почвы (до 5 см) и составляет 2.5–3.5 тыс. семян/м<sup>2</sup>. На расстоянии 3 м от микропопуляции семян в почве практически не наблюдается, что несколько замедляет скорость разрастания вида [Рыхликова, Виноградова, 2006; Виноградова, 2010].

Микропопуляция незначительно разрастается и за счёт вегетативного размножения растений. Во второй половине вегетационного сезона на коротких корневищах закладываются зимующие почки: множество мелких, длиной до 1 мм, и одна крупная, длиной 1–2 см. Изредка встречаются побеги с 2 и даже с 3 крупными почками [Рыхликова, Виноградова, 2006; Майоров и др., 2013]. В популяции с преобладанием средневозрастных генеративных растений на 1 м<sup>2</sup> произрастает от 83 до 211 растений (в среднем 133±36). Проективное покрытие составляет 100% (рис. 1 h). Ни один аборигенный вид в таком местообитании не встречается.

Несмотря на столь детальное исследование *A. adhaerescens* как в естественном, так и во вторичном ареале, остаётся ещё много нерешённых проблем. Главная из них – таксономическая: как же называть тот вид, который мы изучаем уже 15 лет? Род *Adenocaulon* Hook. (Mutiseae, Asteraceae), включает 5–6 видов [Katinas et al., 2008] и имеет циркумпафический тип ареала: он распространён в Южной и Северной Америке, а также на востоке Азии [Deng et al., 2018]. Выдвинуто предположение, что межконтинентальная дизъюнкция естественного ареала рода сформировалась в результате рассеивания семян на перьях птиц [Bittmann, 1990b]. Единственный вид рода в России, *A. adhaerescens*, был описан Карлом Ивановичем Максимовичем в 1859 г. на странице 152 в «Primitiae Florae Amurensis» [Maximowicz, 1859; Комаров, 1905; Голубкова, 1959]. Однако, в последней таксономической ревизии рода [Bittmann 1990 a, b] *A. adhaerescens* был синонимизирован с *A. himalaicum* Edgew., поскольку автору не удалось найти уникальных

диагностических признаков, позволяющих отличить *A. adhaerescens* от *A. himalaicum*. Этой точки зрения также придерживаются во «Flora of China» [Chen, Hind, 2011] и считают, что *A. adhaerescens* представляет собой лишь изолированную краевую популяцию *A. himalaicum*. Эти взгляды нашли отражение в широко используемых базах данных The Plant List и World Flora Online.

Но, согласно протологу (первоописанию вида), для листьев *A. himalaicum* характерно снизу снежно-белое опушение, а сверху по жилкам — железистое [Edgeworth, 1846], тогда как дальневосточные растения снизу серовато опушённые [Maximowicz, 1859; Комаров, 1905]. Это же характерно и для московских растений, кроме того, по нашим наблюдениям, листья у них по жилкам голые или с единичными желёзками. В протологе указано, что у *A. himalaicum* краевые пестичные цветки 4-мерные [Edgeworth, 1846]. У московских растений краевые пестичные цветки большей частью 5-мерные. Поэтому для дальневосточных и московских растений мы применяли название *A. adhaerescens*, понимая, что комплекс *A. himalaicum* – *A. adhaerescens* нуждается в дополнительном изучении [Mayorov et al., 2021]. В связи с этим основная задача настоящей работы – попытка уточнить таксономический статус близких видов рода *Adenocaulon* молекулярно-генетическими методами. Подобная работа проведена китайскими ботаниками [Deng et al., 2018], которые секвенировали ядерный (ITS) и хлоропластные (*matK*, *ndhF*, *rbcL*, *proB*, *trnL-trnF*, *trnH-psbA*, *rpl32-trnL*) участки ДНК у образцов различных видов рода *Adenocaulon*. Однако для *A. himalaicum* в выборку были включены только образцы, собранные на территории Китая и Кореи, тогда как растения из Приморского края и из Японии изучены не были. Понятно, что особи из вторичного ареала Московского региона также в их работе не рассматривались.

Еще 30 лет назад было подмечено, что в естественном ареале формалистовой пластинки *A. himalaicum* (включая *A. adhaerescens*) значительно варьирует и, по-видимому, может служить диагностическим признаком для выделения внутривидовых форм [Bittmann,

1990b]. Поэтому ещё одной нашей задачей было определение амплитуды изменчивости формы листовой пластинки у растений *A. adhaerescens* во вторичном ареале с верификацией гипотезы о том, может ли этот признак служить диагностическим.

Наконец, необходимо охарактеризовать меры борьбы с этим видом, проводимые в ГБС, и рекомендовать их к практическому использованию.

В связи с этим, задача настоящей работы – описать ритм развития и морфометрические признаки вида на разных этапах онтогенеза, уточнить таксономический статус азиатских видов рода *Adenocaulon* молекулярно-генетическими методами, выявить диагностические признаки *A. adhaerescens* и описать меры контроля численности этого инвазионного в Московском регионе вида.

## Материалы и методы

**1. Сезонный ритм развития и морфометрические признаки вида на разных этапах онтогенеза** изучались методом создания искусственной интродукционной популяции [Виноградова, 2010]. Осенью 2007 г. в однородные условия экспериментального участка высеяно 8 образцов: 2 образца семян из локальных микропопуляций ГБС РАН и 6 образцов, собранных в естественном ареале в Приморье: 1) г. Арсеньев, 44.15625° с. ш., 133.2646° в. д.; 2) г. Уссурийск, 43.6435° с. ш., 132.2204° в. д.; 3) г. Владивосток, берег моря у ст. Океанская, 43.2338° с. ш., 131.9895° в. д.; 4) г. Владивосток, парк возле Биолого-почвенного ин-та, 43.1932° с. ш., 131.9211° в. д.; 5) Кравцовские водопады, 43.3638° с. ш., 131.6421° в. д.; 6) Бухта Витязь – база Биолого-почвенного ин-та, 42.6061° с. ш., 131.1794° в. д. Высеяно по 25 семян каждого образца в двух повторностях.

**2. Молекулярно-генетический анализ.** Выделение ДНК проводилось из высушенных силикагелем листьев *A. adhaerescens* с помощью набора Экстран (производства ЗАО «Синтол»), а из гербарных образцов *A. himalaicum* – СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Мы выделили ДНК из 27 образцов растений рода *Adenocaulon* (табл. 1), в анализ включены также данные по 9 образцам из базы данных GenBank [2022] (табл. 1, 2),

собранные ботаниками из Китая [Deng et al., 2018] и США [Simpson et al., 2009]. В качестве внешней группы выбран образец североамериканского вида *A. bicolor* Hook. (Ab24).

Поскольку в генбанке для *A. bicolor* данные по участку trnH-psbA отсутствуют, мы построили два «хлоропластных» дерева: по rpl32-trnLc внешней группой и по trnH-psbA без внешней группы.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе DNA Engine Dyad Peltier Thermal Cycler (Biorad, США). Для ядерного рибосомного внутреннего транскрибируемого спейсера 1–2 (ITS1–2) использовались праймеры nnc18s10 (прямой) и c26A (обратный) при температуре отжига 50 °С. Для хлоропластного высоковариабельного некодирующего межгенного спейсера rpl32-trnL применялись праймеры rpl32F (прямой) и trnLUAG (обратный) при температуре отжига от 0.3 до 62 °С, для trnH-psbA – праймеры trnH (прямой) и psbA (обратный) при температуре отжига 72 °С [Shaw et al., 2007]. Очистка ПЦР-продукта для секвенирования выполнена в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проведено на автоматическом секвенаторе в ЗАО «Синтол». Обработка нуклеотидных последовательностей проведена в программе BioEdit. Последовательности включены в международную базу данных GenBank [2022], номера для каждого образца представлены в таблице (табл. 3). Далее в программе SplitsTree построены филогенетические деревья методом Neighbor Joining.

**3. Изменчивость формы листовой пластинки.** В программе Digitizer вычисляли длину средней жилки, периметр и площадь листовой пластинки. Материалом для исследования служили листья срединной формации, собранные с 20 растений (один лист с одного растения) в каждой из двух наиболее крупных инвазионных популяций Московского региона – в Дендрарии ГБС РАН и в Зеленограде. Вычислена также площадь всех листьев одного растения на разных этапах развития (по 5 растений для каждого этапа): 1) ювенильные особи, 2) растения в конце 1-го года жизни и 3) цветущие растения в конце 2-го года жизни.

**Таблица 1.** Список образцов рода *Adenocaulon*, использованных для молекулярно-генетического анализа

№	Вид	Местообитание	Координаты, с ш, в. д.	Год сбора
Aa 1a	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Дендрарий ГБС РАН	55.8432, 37.6024	2019
Aa 1b				
Aa 1c				
Aa 2a	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Щукинский парк, ценопопуляция № 1	55.8068 37.4730	2019
Aa 2b				
Aa 3a	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Щукинский парк, ценопопуляция № 2	55.7998, 37.4731	2019
Aa 3b				
Aa 4a	<i>A. adhaerescens</i>	Владивосток, Ботанический сад	43.2221, 131.9911	2019
Aa 4b				
Aa 5a	<i>A. adhaerescens</i>	окр. г. Владивостока, о. Русский	42.9702, 131.8866	2019
Aa 5b				
Aa 6b	<i>A. adhaerescens</i>	Уссурйск, окр. ст. Каймановка	43.6435, 132.2204	2019
Ah 7a	<i>A. himalaicum</i>	Япония, о. Хонсю (гербарий МНА)	40° 40'20–30", 140°56'30–40"	2000
Ah 8	<i>A. himalaicum</i>	Япония, префектура Аомори (гербарий МНА)	40° 35'30–40", 140°57'00"	2000
Aa 10a	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, ул. Фадеева	55.7757, 37.5963	2020
Aa 10b				
Aa 11b	<i>A. adhaerescens</i>	Московская обл., окр. ст. Депо	56.0327, 37.4921	2020
Aa 12a	<i>A. adhaerescens</i>	Амурская обл., Архаринский р-н, левый берег р. Бурея (Гербарий АФ БСИ ДВО РАН)	49.7787, 129.9621	2020
Aa 12b				
Aa 12c				
Ah 13b	<i>A. himalaicum</i>	Центральный Непал, окр. Аннапурны, 2800 м над ур. моря (гербарий MW)	28.6069, 83.6596	2008
Aa 14b	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Леоновская роща	55.8438, 37.6385	2020
Aa 14c				
Aa 14d				
Aa 14e				
Aa 15b	<i>A. adhaerescens</i>	Москва, Дендрарий ГБС РАН	55.8432, 37.6024	2020
Ah 16	<i>A. himalaicum</i>	Китай (GenBank)		?
Ah 17				
Ah 18				
Ah 19				
Ah 20				
Ah 21	<i>A. himalaicum</i>	Корея (GenBank)		?
An 22	<i>A. nepalense</i>	Бутан (GenBank)		?
An 23				
Ab 24	<i>A. bicolor</i>	США, штат Айдахо (GenBank)		?

*Примечание:* Информация об образцах с Ah16 по Ab24 приведена по публикациям [Simpson et al., 2009; Deng et al., 2018].

#### 4. Методы контроля расселения вида.

С 2006 по 2009 г. подсчитывали число ювенильных, имматурных и генеративных экземпляров на 8 участках, расположенных вдоль тропы вокруг выгороженной заповедной дубравы в ГБС РАН общей протяжённостью 2.4

км и площадью 4800 м<sup>2</sup>. В 2009 г. полностью уничтожили все растения на этих участках, и последующие два года вновь подсчитывали число выросших там растений, одновременно уничтожая их. В 2012 г. проведена реконструкция тропы с удалением верхнего слоя почвы.

**Таблица 2.** Номер сиквенсов образцов рода *Adenocaulon*, добавленных в анализ данных из ГенБанка

Образец	Номер в базе данных GenBank		
	ITS1–2	rpl32–trnL	trnH–psbA
Ah 16	MG710419	–	–
Ah 17	MG710420	MG710445	MG710468
Ah 18	MG710421	MG710446	MG710469
Ah 19	MG710422	MG710447	MG710470
Ah 20	MG710423	MG710448	MG710471
Ah 21	MG710478	MG710476	MG710479
An 22	MG710424	MG710449	MG710472
An 23	MG710425	MG710450	MG710473
Ab 24	FJ979672	FJ979724	–

**Таблица 3.** Номера сиквенсов образцов рода *Adenocaulon*, выделенных авторами

Образец	Номер в базе данных GenBank		
	ITS1–2	rpl32–trnL	trnH–psbA
Aa 1a	MW394618	MW414905	MW414922
Aa 1b	MW394619	MW414906	MW414923
Aa 1c	MW394620	MW414907	MW414924
Aa 2a	MW394621	–	–
Aa 2b	MW394622	–	–
Aa 3a	MW394623	–	–
Aa 3b	MW394624	–	–
Aa 4a	MW394625	MW414908	MW414925
Aa 4b	MW394626	MW414909	MW414926
Aa 5a	MW394627	MW414910	MW414927
Aa 5b	MW394628	MW414911	MW414928
Aa 6b	MW394629	–	–
Ah 7a	MW394640	–	–
Ah 8	MW394641	–	–
Aa 10a	MW394630	MW414912	MW414929
Aa 10b	MW394631	MW414913	MW414930
Aa 11b	MW394632	MW414914	MW414931
Aa 12a	MW394633	MW414915	MW414932
Aa 12b	MW394634	MW414916	MW414933
Aa 12c	MW394635	MW414917	MW414934
Ah 13b	MW394642	MW414921	MW414938
Aa 14b	MW394636	MW414918	MW414935
Aa 14c	–	MW414919	MW414936
Aa 14d	MW394637	–	–
Aa 14e	MW394638	MW414920	MW414937
Aa 15b	MW394639	–	–

## Результаты

**1. Сезонный ритм развития и морфометрические признаки вида на разных этапах онтогенеза.** Установлено, что вегетационный период *A. adhaerescens* продолжается 6 месяцев – с середины апреля до середины

октября. Весеннее отрастание наблюдается в середине апреля, бутонизация и начало цветения – во второй половине июня, массовое цветение – во второй декаде июля, массовое созревание плодов отмечается в начале сентября.



Всходы. Всхожесть семян составила от 44% (Уссурийск) до 92% (Арсеньев). Прорастание семян надземное. Семядоли тёмно-зелёные продолговато-яйцевидные на длинном (в 1.5–2 раза длиннее семядольной пластинки) черешке (рис. 1).

Ювенильные растения. Первый настоящий лист начинает развёртываться через 3 недели после появления семядолей. Он имеет округло-треугольную листовую пластинку и некрылатый черешок. Когда листовая пластинка достигнет длины 3 см и ширины 4 см, а черешок вытянется до 6 см, начинает развёртываться второй лист.

Имматурные растения. Семядоли опадают. Образуется третий настоящий лист, который имеет характерный для вида крылатый черешок. За первый год жизни на растении обычно формируется 5–8 листьев.

Генеративные растения. Только 3–5% растений цветут в первый год жизни, обычно генеративный период развития наступает на второй год жизни. Цветущие растения имеют 2–3 нижних черешковых листа, 3–4 сидячих листа и от 2 до 15 листочков (в среднем  $7.1 \pm 3.2$ ) в области соцветия. На одной особи первого года жизни насчитывалось от 1 до 44 корзинок (в среднем  $12.2 \pm 8.6$ ). В середине лета на коротком корневище формируется зимующая почка, которая на следующий год даёт начало новому надземному побегу.

По феноритму московские и дальневосточные образцы заметных различий не имели. Однако к концу вегетационного периода (середина ноября) во всех образцах дальневосточного происхождения имелись особи в фазе семеношения (от 35% в образце со ст. Океанская до 4% в образце из Арсеньева), тогда как среди особей московского происхождения зацвёл только один экземпляр, да и тот не успел завязать плодов.

На второй год жизни отмечено более раннее зацветание (вторая декада июля) двух дальневосточных образцов: из Уссурийска и из Кравцовского водопада. Но, в целом, ритм роста и развития растений, относящихся к разным образцам, существенно не различались, и остальные образцы зацвели всего на 1–2 недели позднее. В конце второго вегетационного периода все экземпляры *A.*

*adhaerescens* выкопали как с целью экологической безопасности, так и для сравнительного изучения количественных признаков.

Отмечено достоверное различие по высоте и потенциальной семенной продуктивности между тремя группами образцов. К первой группе относится низкорослый и малопродуктивный образец из г. Арсеньев (наиболее северная точка сбора вида в Приморье). В третью группу входят наиболее мощные растения с множеством плодов, выросшие из семян, собранных в самой южной точке сбора – в бухте Витязь (образец 6) и в парке около Биолого-почвенного института, для которого бухта Витязь служит базой проведения научных исследований (образец 4). Вторая (промежуточная) группа включает как владивостокские, так и московские образцы (рис. 2).

Таким образом, в естественном ареале у *A. adhaerescens* наблюдается клинальное увеличение морфометрических параметров с севера на юг. Особи из вторичного ареала после 50 смен поколений достоверно не отличаются от растений, произрастающих в их родоначальной популяции на ст. Океанская, по ритму роста и развития.

Наиболее вероятно, популяции *A. adhaerescens* в Уссурийске и Владивостоке являются не естественными, а антропогенными и уже обладают набором биологических признаков, способствующих успешному произрастанию растений во вторичном ареале [Виноградова, 2013].

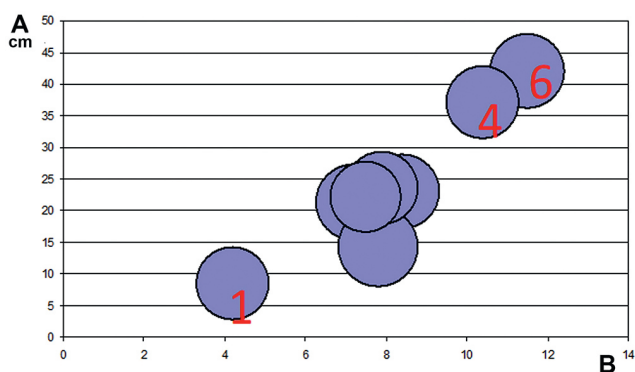


Рис. 2. Варьирование количественных признаков *Adenocaulon adhaerescens* в образцах различного географического происхождения второго года жизни. А – средняя высота растений; В – число корзинок на одном растении.

## 2. Молекулярно-генетический анализ.

Анализ участка ITS1–2 показал идентичность особей *A. adhaerescens* из разных частей ареала. Никаких различий по строению этого участка нет ни между образцами из вторичного ареала, ни между образцами из первичного и вторичного ареалов. При этом образцы *A. adhaerescens* существенно отличаются от образцов *A. himalaicum* из Непала, Китая и Кореи и имеют всего две нуклеотидные замены, дифференцирующие их от *A. himalaicum* из Японии (табл. 4).

На построенном по участку ITS1–2 филогенетическом дереве видно, что взятый в качестве внешней группы образец североамериканского *A. bicolor* (Ab 24) отделился от азиатских образцов с бутстреп-поддержкой 100%. Азиатские образцы чётко разошлись по

тремя кладам (рис. 3). Первая клада объединила все растения *A. adhaerescens*: как произрастающие на российском Дальнем Востоке, так и растения из инвазионных популяций Москвы и Московской обл.; бутстреп-поддержка составила 81.4%. Во вторую крупную кладу вошли два вида: *A. himalaicum* (из Китая, Кореи и Непала), а также образцы *A. nepalense* (бутстреп 99%). Третью кладу образовали два образца *A. himalaicum* из Японии, которые оказались ближе к особям *A. adhaerescens*, чем остальные особи данного вида. Наши результаты показали, что межвидовые различия между *A. adhaerescens* и *A. himalaicum* по строению ядерного участка ITS1–2 превышают межвидовые различия между *A. himalaicum* и *A. nepalense*. Не исключено, что японские образцы *A. himalaicum* на самом деле относятся к *A. adhaerescens*.

**Таблица 4.** Нуклеотидные замены в последовательностях участка ITS1–2 у изученных образцов *Adenocaulon adhaerescens* и *A. himalaicum*

Номер образца	Позиция в выравнивании								
	24	26	62	77	123	187	188-189	191	211
Aa 1a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 1b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 1c	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 2a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 2b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 3a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 3b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 4a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 4b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 5a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 5b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 6b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 10a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 10b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 11b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 12a	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 12b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 12c	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 14b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 14d	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 14e	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Aa 15b	G	C	T	C	C	T	–	C	T
Ah 7a	G	C	T	C	A	C	–	C	T
Ah 8	G	C	T	C	A	C	–	C	T
Ah 13b	A	T	C	T	A	C	GC	T	C

*Примечание:* данные из Генбанка в таблицу не включены.

Построены также филогенетические деревья на основании двух участков хлоропластной ДНК: *rpl32-trnL* и *trnH-psbA* (рис. 4). К сожалению, не удалось включить в нашу выборку японские образцы *A. himalaicum*, – для анализа относительно длинных хлоропластных последовательностей не всегда подходит ДНК, выделенная из образцов, собранных более 15–20 лет назад. По результатам анализа данных по высоковариабельному некодирующему межгенному спейсеру *rpl32-trnL*, все образцы разделились по видовой принадлежности, за исключением двух особей *A. himalaicum*: образец Ah21 (из Кореи) был отнесён в кладу с образцами *A. adhaerescens* (рис. 4, а), а образец Ah 13b (из Непала) отделился от прочих. Стоит отметить, что образец *A. himalaicum* из Непала по участку ITS1–2 также отделяется от остальных образцов данного вида, хотя и внутри общей клады (рис. 3). Что касается второго межгенного спейсера, *trnH-psbA*, по нему различия между разными популяциями

*A. himalaicum* оказались сильнее, чем между *A. himalaicum* и *A. adhaerescens*. Так, большинство особей *A. himalaicum* вошли в одну кладу со всеми образцами *A. adhaerescens*, из которой выделился лишь один образец *A. himalaicum* из Китая Ah 19, однако с низкой бутстреп-поддержкой (менее 50%) (рис. 4, б). Образцы *A. nepalense* образовали отдельную кладу. К сожалению, в анализ данных по этому участку мы не смогли добавить *A. bicolor* в качестве внешней группы, поскольку в ГенБанке отсутствуют данные по участку *trnH-psbA* для этого вида. Таким образом, по хлоропластному участку ДНК *A. himalaicum* обладает более высоким полиморфизмом, чем *A. adhaerescens*, а различия между этими двумя таксонами ниже, чем по ядерному участку ДНК. Наоборот, различие между *A. himalaicum* и *A. nepalense* по хлоропластному участку ДНК выше, чем по ядерному участку.

Таким образом, анализ ядерного участка ДНК (ITS1–2) показал, что различия между

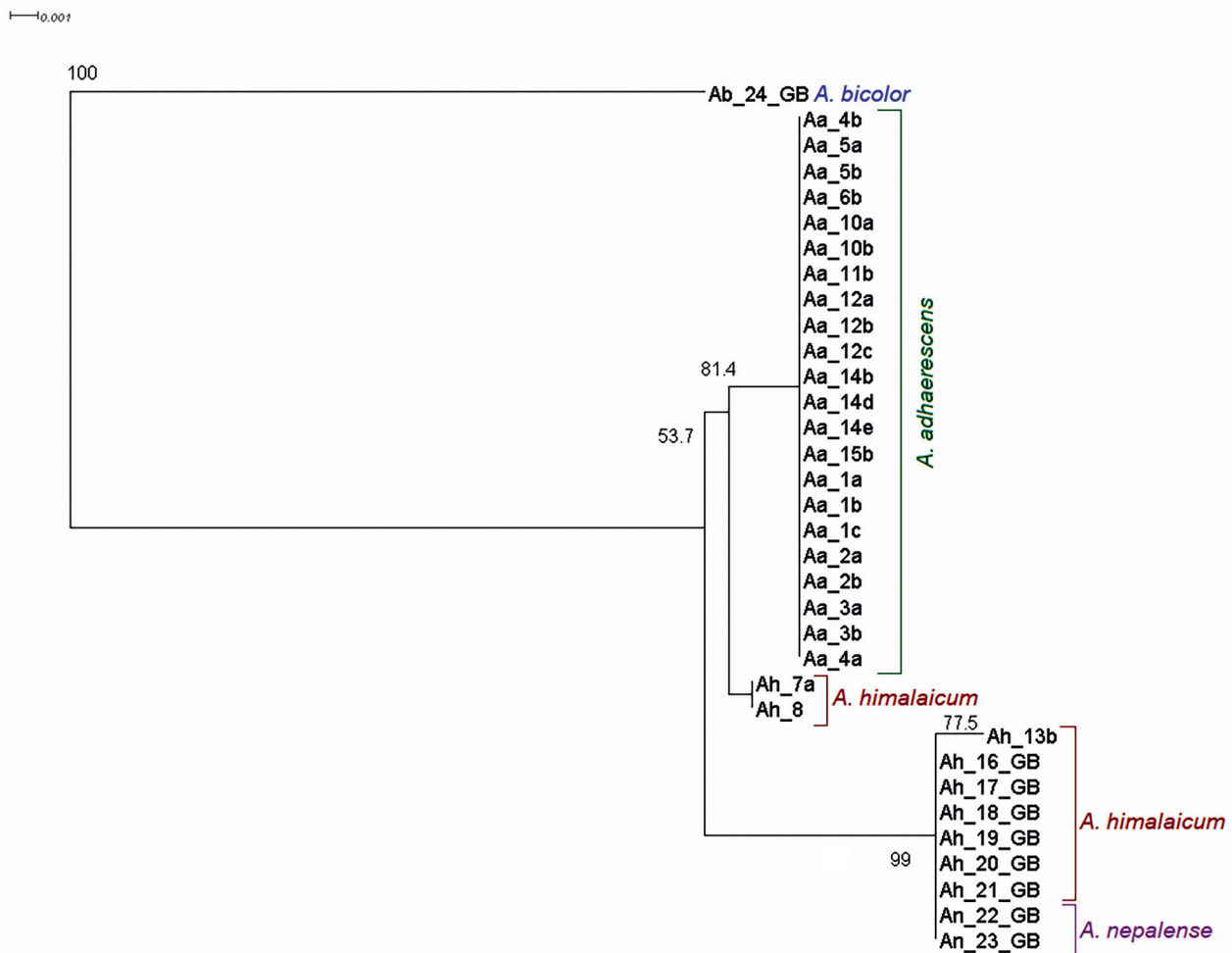
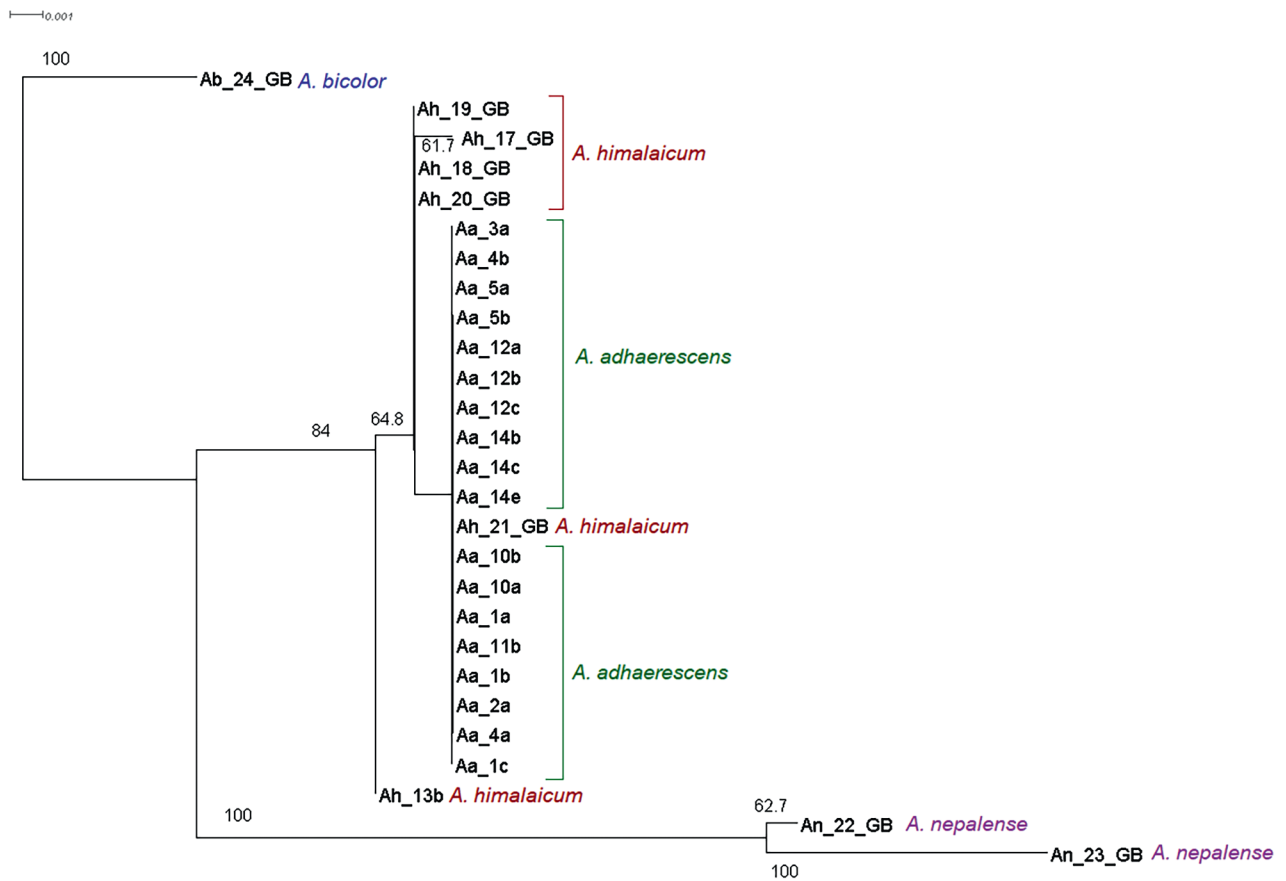
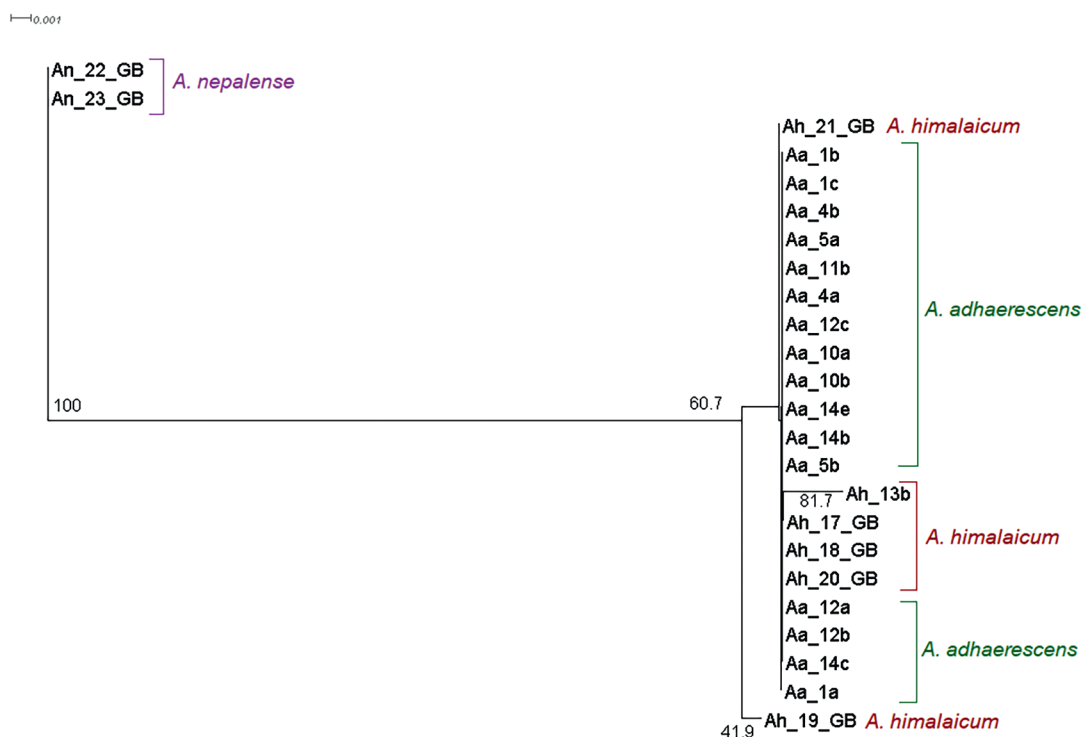


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное на основании анализа участка ITS1–2 методом Neighbor Joining.



a



b

**Рис. 4.** Филогенетические деревья, построенные методом Neighbor Joining на основании анализа хлоропластных участков ДНК: а – rpl32–trnL, б – trnH–psbA.

имеющим спорный статус *A. adhaerescens* и *A. himalaicum* превышают таковые между двумя признанными видами – *A. himalaicum* и *A. nepalense*, что поддерживает нашу гипотезу о видовой самостоятельности *A. adhaerescens*. По хлоропластным участкам ДНК различие между *A. himalaicum* и *A. adhaerescens* ниже, чем по ядерному участку ДНК. Наоборот, различие между *A. himalaicum* и *A. nepalense* по хлоропластным участкам ДНК выше, чем по ядерному участку. В целом, анализ полученных нами молекулярно-генетических данных показывает, что восточноазиатские виды *A. adhaerescens*, *A. himalaicum* и *A. nepalense* эволюционно близки между собой и достаточно существенно отличаются от североамериканского *A. bicolor*.

**3. Изменчивость формы листовой пластинки.** Нижние листья округло-почковидные, черешок крылатый, длиннее листовой пластинки. Срединные листья на крылатых, при основании расширенных черешках, равных листовой пластинке или немного короче её. Верхние листья мелкие, треугольно-округлые на коротких крылатых черешках. Морфометрические признаки листьев варьируют в довольно широких пределах (табл. 5), но характер изменчивости клинальный, непрерывный, не прерывистый, не позволяющий выделить какие-либо морфы и рассматривать параметры листовой пластинки в качестве

диагностических признаков таксонов рода *Adenocaulon*.

Форма срединных листьев, наоборот, позволяет выделить группы растений как с округло-почковидными, так и с дельтовидно-округлыми и даже с треугольно-округлыми листьями (рис. 5). И если смотреть на такие имеющие видимые различия образцы в гербарии, то появляется искушение описать некоторые морфы в качестве таксонов какого-либо ранга. Однако на самом деле растения, листья которых представлены на рисунке 5, существуют в одной микропопуляции, и рисунок демонстрирует лишь индивидуальную, внутривидовую, а не межпопуляционную изменчивость формы листовой пластинки.

Таким образом, ввиду высокого уровня внутривидовой изменчивости, морфометрические признаки и форма листовой пластинки не могут рассматриваться в качестве диагностических признаков для разграничения близких видов рода *Adenocaulon*.

Ориентируясь на протолог *A. himalaicum* [Edgeworth, 1846] и изображения типового гербария этого вида в Кью (K000250901), приводим диагностические признаки исследованных таксонов. У *A. himalaicum* краевые пестичные цветки боковых частей 4-мерные, кроющие листья боковых веточек соцветия узкие, практически линейные, листья сни-

**Таблица 5.** Морфометрические признаки листьев *Adenocaulon adhaerescens*

Число листьев	Средняя площадь одного листа, см <sup>2</sup>	Общая площадь всех листьев, см <sup>2</sup>	Средний периметр одного листа, см	Средняя длина главной жилки, см
Ювенильные особи				
3	$\frac{17.1 \pm 1.6}{15.4-20.3}$	51.2	$\frac{17.7 \pm 0.9}{16.7-19.6}$	$\frac{5.3 \pm 0.3}{4.9-5.9}$
4	$\frac{24.5 \pm 4.3}{5.1-41.9}$	98.2	$\frac{18.2 \pm 2.6}{6.1-26.3}$	$\frac{6.3 \pm 0.6}{3.1-8.7}$
5	$\frac{21.0 \pm 2.2}{7.5-35.3}$	104.9	$\frac{18.5 \pm 1.1}{10.3-24.4}$	$\frac{6.0 \pm 0.3}{3.5-7.6}$
Растения первого года жизни				
6-8	$\frac{34.8 \pm 4.9}{3.6-85.9}$	243.8	$\frac{21.9 \pm 1.7}{7.3-37.0}$	$\frac{7.2 \pm 0.6}{2.4-12.1}$
Растения второго года жизни				
14-24	$\frac{36.9 \pm 5.4}{0.7-129.8}$	651.8	$\frac{21.9 \pm 1.9}{0.9-48.6}$	$\frac{6.9 \pm 0.6}{0.3-15.1}$
Наиболее мощное растение второго года жизни				
24	$\frac{33.7 \pm 8.7}{0.7-129.8}$	808.4	$\frac{21.8 \pm 3.0}{6.9-48.6}$	$\frac{6.9 \pm 0.1}{2.4-15.1}$



Рис. 5. Вариация формы срединных листьев *Adenocaulon adhaerescens* в инвазионной популяции в г. Зеленограде.

зу снежно-белые. У *A. adhaerescens* краевые пестичные цветки боковых частей 5-мерные, кроющие листья боковых веточек соцветия более широкие, ланцетные (хотя бы в нижней части соцветия), листья снизу серовато-белые. К сожалению, доступные нам изображения несомненного *A. himalaicum* в цифровых гербариях крайне немногочисленны, а его внутривидовая изменчивость достаточно велика. Для уточнения диагностических признаков необходимо изучение изменчивости вида в природных условиях.

#### 4. Методы контроля расселения вида.

В первый год наблюдения, когда численность локальной популяции была ещё невысока, более половины её приходилось на долю генеративных особей. По мере становления популяции численность растений заметно возрастала, и в ней насчитывалось всё больше иматурных и ювенильных растений. За три года численность особей на восьми пробных площадках возросла в 12 раз, причём численность генеративных особей – в 3.5 раза, иматурных – в 10 раз, и ювенильных – в 43 раза! Такое соотношение указывает на прогрессирующую инвазию данного вида [Vinogradova, 2010].

В 2009 г. для сдерживания дальнейшего увеличения инвазионной популяции в ГБС РАН уничтожено 24 692 особи, то есть, около  $\frac{3}{4}$  растущих в саду [Vinogradova, 2011]. Растения вырывали из земли вручную и складировали в мешки из толстого полиэтилена. На следующий год численность растений на всех опытных участках снизилась в десять раз (473 против 4247), и на них появились некоторые аборигенные виды – *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagrarium*, *Impatiens noli-tangere* и др.

После реконструкции тропы и снятия верхнего слоя почвы на опытных участках в течение последующих трёх лет не было зафиксировано ни одной особи *A. adhaerescens*. Поэтому мы рекомендуем именно этот метод контроля инвазии в качестве наиболее эффективного, тем более что основные местообитания *A. adhaerescens* как раз и располагаются вдоль дорожек и троп. Одновременно в более отдалённых от троп местах надо использовать труд волонтеров и удалять генеративные экземпляры вручную.

В сентябре 2021 г. мы специально посетили ботанический сад Витебска, где в 2013 г. было отмечено несколько экземпляров *A. adhaerescens*. Ни одной особи мы, к счастью, не нашли. Следовательно, раннее обнаружение растений эффективно сдержало их расселение и не позволило сформировать в Витебске устойчивую спонтанную популяцию *A. adhaerescens*.

#### Заключение

Анализ высоковариабельного участка ядерной ДНК ITS1–2 показал, что *Adenocaulon adhaerescens* и *A. himalaicum* имеют значительно большие различия, чем признанные в качестве самостоятельных видов *A. himalaicum* и *A. nepalense*. Если *A. nepalense* отличается от *A. himalaicum* по хлоропластному участку ДНК, то *A. adhaerescens* отличается от *A. himalaicum* по ядерному участку ДНК. Следовательно, и нет резона рассматривать *A. adhaerescens* просто как подвид *A. himalaicum*. И, определённо, инвазионные популяции, произрастающие в Московском регионе, следует относить к *A. adhaerescens*, поскольку источником их появления послужили семена растений, собранные в Приморском крае, и микроэволюция во вторичном ареале затронула уже не менее 35 поколений вида. Мы считаем признание *A. adhaerescens* самостоятельным видом рода *Adenocaulon* доказанным. Диагностические признаки вида – сероватое (а не снежно-белое) опушение с нижней стороны листовой пластинки, единичные (а не многочисленные) желёзки с верхней стороны листовой пластинки, преобладание 5-мерных (а не 4-мерных) краевых

пестичных цветков. Форма и размеры листовой пластинки диагностическими признаками не являются. Для контроля расселения вида наиболее эффективно удаление верхнего почвенного горизонта вдоль троп, по которым расселяется *A. adhaerescens* в сочетании с уничтожением генеративных растений, произрастающих на некотором отдалении от тропинок.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность Ольге Котенко, собравшей материал для молекулярно-генетических исследований в Амурской области. Мы благодарны также Министерству высшего образования и науки за поддержку Центра коллективного пользования «Гербарий ГБС РАН» (075-15-2021-678).

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках проекта Министерства образования и науки РФ (проект 122042600141-3) при частичной поддержке гранта РФФИ (проект № 19-54-26010).

### 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

Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелёв Н.Н. Asteraceae Dumort (Compositae Giseke) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1992. Т. 6. С. 9–427.

Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.

Виноградова Ю.К. Модусы микроэволюции при формировании вторичного ареала (на примере *Adenocaulon adhaerescens* Maxim.) // Мат-лы XII Московского совещания по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Г.Ф.Гольфмана. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. С. 110–114.

Виноградова Ю.К. *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. // В кн.: Биология и экология растений российского Дальнего Востока. Уссурийск: ДФУ (филиал в г. Уссурийске), 2013. С. 99–106.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Ворошилов В.Н. Флора Советского Дальнего Востока (Конспект с таблицами для определения видов). М.: Наука, 1966. 478 с.

Ганина А.А., Виноградова Ю.К. Варьирование морфологических признаков *Adenocaulon adhaerescens* (Asteraceae) во вторичном ареале // Социально-экологические технологии, 2019. Т. 9. № 2. С. 131–144.

Голубкова В.Ф. Аденокаулон – *Adenocaulon* Hook. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 26. С. 506–508.

Двораковская В.М. Самовозобновление дальневосточных растений в условиях Главного ботанического сада АН СССР. Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Т. 158. С. 17–22.

Дгебуадзе Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 1. С. 2–8.

Джус М.А., Шимко И.И., Морозов И.И., Высоцкий Ю.И. Железистостебельник гималайский *Adenocaulon himalaicum* Edgew. – новый адвентивный вид во флоре Беларуси // Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты. Минск: Изд-во БГУ, 2013. С. 15–18.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Бочкин В.Д. О натурализации адвентивных видов в Московской области // Бот. журнал. 1988. Т. 73. № 3. С. 438–442.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичёв А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5–105.

Кожевников А.Е. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1992. Т. 6. 428 с.

Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. Т. 3. Ч. 1 // Тр. Санкт-Петербург. бот. сада. 1905. Т. 25, вып. 1. С. 1–334.

Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы. М: Фитон XXI, 2013. 160 с.

Рыхликова А.А., Виноградова Ю.К. Начальная стадия процесса инвазии *Adenocaulon adhaerescens* // В кн.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы. Ижевск: Изд-во УдГУ, 2006. С. 89–91.

Скворцов А.К., Трулевич Н.В., Алфёрова З.Р. и др. Интродукция растений природной флоры СССР. Справочник / Скворцов А.К., Трулевич Н.В., Алфёрова З.Р., Алянская Н.С., Ворошилов В.Н., Двораковская В.М., Курганская С.А., Сурова В.П., Фомичёва Н.И., Холдеева А.Е. М.: Наука, 1979. 250 с.

Сорокин В.С., Серёгин А.П. Новые и редкие виды флоры Московского региона (Москва и Московская область) // Бюл. Моск. об-ва Испытателей природы. Отд. биол. 2011. Т. 116, вып. 6. С. 71–72.

Berch S.M., Gamiet S., Deom E. Micorrhizal status of some plants of southwestern British Columbia // Can. J. Bot. 1988. Vol. 66. P. 1924–1928. <https://doi.org/10.1139/b88-263>.

- Bittmann M. Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae): I. Morphologie // In: Candollea. 1990a. Vol. 45. P. 389–420.
- Bittmann M. Die Gattung *Adenocaulon* (Compositae): II. Ökologie. Verbreitung und Systematik // Candollea. 1990b. Vol. 45. P. 493–518.
- Chen Y., Hind D.J.N. *Adenocaulon* Hooker. // In: Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds). Flora of China 20–21 (Asteraceae). Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2011. P. 5–10.
- Deng T., Chen Y., Wang H., Zhang X., Volis S., Yusupov Z., Qian H., Sun H. Molecular phylogeny and biogeography of *Adenocaulon* highlight the biogeographic links between New World and Old World // Front. Ecol. Evol. January 2018. Vol. 5. Art. 162. doi:10.3389/fevo.2017.00162.
- Edgeworth M.P. Descriptions of some unpublished species of plants from North-Western India // Transactions of the Linnean Society of London. 1846. Vol. 20. P. 23–91.
- Eurogard V. Botanic Gardens in the age of climate change. General resolution. // (<http://www.botanicgardens.eu/eurogard/eurogard5conc.htm>). Accessed 18.11.2021.
- Fahn A. Secretory tissues in vascular plants // New Phytologist. 1988. Vol. 108. P. 229–257.
- Fukuda T., Taran A., Takahashi H. *Adenocaulon himalaicum* Edgew. (Asteraceae), a new record from Sakhalin Island // J. Jap. Bot. Vol. 77. No. 5. P. 312–313.
- GenBank (Электронный ресурс) // (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Accessed 04.08.2022.
- Jebb M. Managing the invasive alien plants problem // Botanical gardens in the age of climate change. EuroGard V. Helsinki. 2009. P. 160.
- Katinas L., Pruski J., Sancho G., Tellería M.C. The Subfamily Mutisioideae (Asteraceae) // Bot. Rev. 2008. Vol. 74. P. 469–716.
- Maximowicz C.J. Primitiae florum Amurensis. Versucheiner Flora des Amur-Landes / von Carl Joh. Maximowicz. Reisenden des kaiserlichen botanischen Gartens zu St. Petersburg. Mit 10 Tafeln und einer Karte // Mémoires présentés à l'Académie Impériale des sciences de St.-Petersbourg par divers savans et lus dans ses assemblées. 1859. Vol. 9. P. 1–504.
- Mayorov S., Serebryanyi M., Vinogradova Y. Expansion of Invasive *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) in Moscow Region // BioInvasions Records. 2021. Vol. 10. Is. 4. P. 816–825.
- Meyer F.G., Walker E.H. Flora of Japan / Ed. J. Ohwi. Washington, DC: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p.
- 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. V. 94. №3. P. 275–288.
- Simpson B.B., Arroyo M.T.K., Sipe S. Dias de Moraes M., Mc Dill J. Phylogeny and evolution of *Perezia*: (Asteraceae: Mutisioideae: Nassauviinae) // Journal of Systematics and Evolution. 2009. Vol. 47. No 5. P. 431–443.
- Vinogradova Yu., Ganina A., Vergun O. Possibility of using alien *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) as the medicine plant // Agrobiodiversity for improve the Nutrition, Health and Quality of Human and Bees Life. 4<sup>th</sup> International scientific Conference. Abstracts Book. Nitra. 2019. P. 149.
- Vinogradova Yu., Gorbunov Y. Comparative characteristics of morphometric parameters of achenes (seeds) for *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) in native and secondary distribution ranges // Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality. 2020. Vol. 4. P. 35–43.
- Vinogradova Yu., Shelepova O., Vergun O., Ganina A. Possibility of using an invasive species *Adenocaulon adhaerescens* Maxim. (Asteraceae) as a medicine plant // Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality. 2020. Vol. 4. P. 59–69.
- Vinogradova Yu.K. Experiments on reduction of abundance of invasive species (*Impatiens glandulifera*, *Solidago gigantea*, *Adenocaulon adhaerescens*) // Bridging the gap between scientific knowledge and management practice. 11th International Conference on the Ecology and Management of Alien Plant Invasions. Szombathely. Hungary. 2011. P. 111.
- Vinogradova Yu.K. The biology of *Adenocaulon adhaerescens* in initial invasive population // Biological invasions in a changing world from science to management. Neobiota 2010. Copenhagen. 14–17 September 2010. Book of abstracts. P. 184.



# BIOMORPHOLOGY AND TAXONOMIC STATUS OF *ADENOCAULON ADHAERESCENS* MAXIM. (ASTERACEAE), AN INVASIVE SPECIES IN THE MOSCOW REGION

© 2022 Vinogradova Y.K.<sup>a,\*</sup>, Galkina M.A.<sup>a,\*\*</sup>, Mayorov S.R.<sup>b</sup>, Kartashova A.S.<sup>b</sup>,  
Shelepova O.V.<sup>a,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276, Russia;

<sup>b</sup> Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234, Russia

e-mail: \*[gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru); \*\* [mawa.galkina@gmail.com](mailto:mawa.galkina@gmail.com); \*\*\*[shov\\_gbsad@mail.ru](mailto:shov_gbsad@mail.ru)

The results of the study of the only species, which “escaped” from the Main Botanical Garden (MBG RAS, Moscow) and invaded the anthropogenically disturbed territories of the Moscow Region, *Adenocaulon adhaerescens* Maxim, were summarized. The history of intentional introduction of the species and stages of formation of spontaneous invasive population were described. The characteristic of the plant communities and habitats of the species was given. Data on the population size, seed productivity in the native and the secondary ranges and on vegetative propagation of plants were given. The morphological characters at different stages of plant ontogenesis were described. A comparative analysis of morphometric characters of seeds, leaves, and inflorescences in the native and secondary ranges of the species has been performed. Molecular genetic analysis of *A. adhaerescens* samples from the natural and secondary ranges and closely related species of the genus *Adenocaulon* was performed. The analysis has confirmed the validity of *A. adhaerescens* recognition as a separate species. Diagnostic characters of *A. adhaerescens* were described. The results of management invasive population in MBG RAS were presented and recommendations on control measures of *A. adhaerescens* dispersal were given.

**Kew words:** *Adenocaulon*. invasion, the Far East, secondary range, botanical garden, taxonomy, molecular genetic analysis, leaf morphometric characters.