

РОЛЬ ГИБРИДИЗАЦИИ В ИНВАЗИОННОМ УСПЕХЕ ВИДОВ РОДА *REYNOUTRIA* HOUTT. (POLYGONACEAE) В ЕВРОПЕ: ИНТЕГРАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

© 2026 Виноградова Ю.К.^{а,1}, Шелепова О.В.^{а,2}, Галкина М.А.^{а,3}, Майоров С.Р.^{б,4}

^аГлавный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, 127276, Россия

^бМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991

e-mail: ¹gbsad@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>, ²shov_gbsad@mail.ru; ORCID iD <https://orcid.org/0000-0003-2011-6054>, ³mawa.galkina@gmail.com; ORCID iD <https://orcid.org/0000-0002-3707-1473>, ⁴saxifraga@mail.ru; ORCID iD <https://orcid.org/0000-0002-5493-2386>

Поступила в редакцию 17.02.2026. После доработки 04.07.2026. Принята к публикации 0.6.08.2026

Изучена роль гибридизации в успешной инвазии комплекса видов рода *Reynoutria* в Европе. Исследованы образцы видов рода *Reynoutria* из естественного и вторичного ареала: *R. sachalinensis* (3 образца), *R. japonica* (3 образца) и их культированный гибрид *R. ×bohemica*, возникший во вторичном ареале родительских видов (12 образцов), которые относятся к чужеродным натурализующимся таксонам. *R. × bohemica* способен к обратным скрещиваниям, что запустило процесс интенсивной интрогрессии и формирования сложного гибридного комплекса с высоким генетическим и фенотипическим разнообразием. Молекулярно-генетический анализ (ISSR-маркеры) подтвердил, что большинство спонтанных популяций в Европе и России представлены гибридами второго поколения (F2) или бэккроссами, а не чистым видом *R. japonica*. Морфометрический анализ листьев выявил высокую изменчивость диагностических признаков, особенно формы основания листа, что затрудняет полевую идентификацию таксонов. Обнаружена географическая изменчивость микропризнаков (наличие конических трихом на средней жилке).

Инвазионный успех комплекса объясняется синергией гибридизации, обеспечившей генетическое разнообразие и восстановление половой репродукции, и высокой фенотипической пластичностью, способствующей быстрой адаптации к различным условиям. Результаты подчёркивают важность интегративного подхода, сочетающего генетические и морфологические методы, для эффективного мониторинга и контроля инвазионных популяций.

Ключевые слова: Гибридизация, инвазия, ISSR-анализ, лист, трихомы, микроморфология, фенотипическая пластичность, *Reynoutria*, *Fallopia*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-3-56-69

Введение

Биологические инвазии представляют собой одну из наиболее серьёзных угроз глобальному биоразнообразию и часто обусловлены сложными микроэволюционными процессами. Ключевую роль среди них может играть гибридизация чужеродных видов в новых условиях обитания [Kołodziejczyk et al., 2025]. Это явление способно приводить к возникновению так называемого «гибридного натиска», при котором многочисленные гибриды первого и последующих поколений, а также обратные скрещивания (бэккроссы) с родительскими видами образуют динамич-

ный комплекс с размытыми видовыми границами [Vercellino et al., 2023]. Такой комплекс характеризуется всплеском генетического и фенотипического разнообразия, что зачастую обеспечивает гибридным популяциям повышенную адаптивность и инвазионный потенциал, одновременно создавая серьёзные трудности для идентификации таксонов [Gioria et al., 2023].

Ярким примером, иллюстрирующим эту закономерность, служит комплекс видов рода *Reynoutria* Houtt. (Polygonaceae), интродуцированных в Европу из Восточной Азии. Первоначально, в 1823 г., в Великобританию

был завезён единственный клон *R. japonica* Houtt. с недоразвитыми тычинками и отсутствием пыльцы, который распространялся исключительно вегетативно, оставаясь цитологически и генетически однородным. Однако последующая интродукция в 1855 г. близкородственного вида *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai создала предпосылки для межвидовой гибридизации, результатом которой стало появление культигенного гибрида *R. × bohemica* Chrtek & Chrtková. Этот фертильный гибрид, способный к обратному скрещиванию с родительскими формами, сыграл ключевую роль в преодолении исходного репродуктивного барьера. Он не только восстановил мужскую фертильность в комплексе, но и стал источником значительного генетического разнообразия, что подтверждается варьирующими уровнями ploидности и большим количеством мультилокусных генотипов, выявленных в европейских популяциях [Kim, Park, 2000]. Гибридизация чужеродных *R. sachalinensis* и *R. japonica* привела к генотипическим и геномным изменениям, повышению генетического разнообразия и стимулировала эволюцию новых таксонов с высоким инвазионным потенциалом [Buhk, Thielschb, 2015]. В 2022 г. описан ещё один гибридогенный таксон *R. × moravica* (Hodálová & Mered'a) Olshanskyi & Antonenko (= *R. compacta* × *R. sachalinensis*), характеризующийся тетраплоидным ($2n = 4x = 44$) набором хромосом и отсутствием пурпурных пятен на стеблевых междоузлиях (которые обычно имеются у *R. × bohemica*). Ранее этот таксон не выделяли из *R. × bohemica*, поскольку *R. compacta* (Hook. f.) Nakai рассматривали только как подвид *R. japonica* [Hodálová et al., 2022; Olshanskyi, Antonenko, 2023].

Инвазионные популяции *Reynoutria* характеризуются высокой внутривидовой изменчивостью по морфологическим и генетическим признакам. Отмечены также различные уровни ploидности – от тетрадо додекаплоидов [Jugieau et al., 2024]. При этом чёткая корреляция между ploидностью и морфологией отсутствует, за исключением незначительных различий у тетраплоидной *R. japonica* [Kim, Park, 2000]. Поскольку растения зацветают поздно (сентябрь-октябрь),

традиционное различение таксонов основывается преимущественно на признаках размера и формы листьев [VanWallendael et al., 2018]. Комплексная оценка анатомических признаков (форма устьиц, размер сосудистых пучков, частота друз, структура перицикла) также позволяет достоверно дифференцировать таксоны комплекса, что подтверждается методами многомерного статистического анализа [Khalil et al., 2020]. Если морфологическая идентификация *R. sachalinensis* обычно не вызывает затруднений, то дифференциация по признакам листа между *R. japonica* и *R. × bohemica* остаётся крайне сложной. При этом *R. × bohemica* морфологически более сходна с *R. japonica*, чем с *R. sachalinensis* [Mered'a et al., 2019].

Морфометрический анализ 23 признаков листа показал, что характер опушения (типы трихом и их распределение) является одним из наиболее надёжных диагностических признаков для различения таксонов рода *Reynoutria* [Moon et al., 2011]. В нашей предыдущей работе [Виноградова и др., 2010] мы охарактеризовали следующие различия между таксонами по признакам вегетативных органов:

У *R. sachalinensis* листья очень крупные, овально-продолговатые, длиной 20–45 см, с явно сердцевидным основанием; нижняя сторона листовой пластинки с длинными (часто более 2 мм) многоклеточными волосками. Для *R. sachalinensis* также характерны специфические анатомические особенности: наличие в листьях друз оксалата кальция и крахмальных гранул [Cîrlig et al., 2016].

У *R. japonica* var. *japonica* высота растений составляет 1–4 м. Листовая пластинка яйцевидная или овальная с оттянутой треугольной верхушкой, снизу голая или папиллозная по жилкам, основание усечённое или широко клиновидное, часто несколько неравнобокое. Самые крупные листья на главном побеге длиной до 20–25 см, на боковых побегах – мельче.

У *R. japonica* var. *compacta* (Hook. f.) Moldenke растения высотой до 1 м. Листья почти округлые, довольно мелкие, длина самых крупных не превышает 10 см.

У *R. × bohemica* высота главного побега достигает 2–2.5 м, листья овально-яйцевид-

ные, с усечённым, реже сердцевидным или ширококлиновидным основанием. Снизу листа, по крайней мере, по жилкам, с густыми острыми коническими 1–3-клеточными волосками. У теневых растений листья иногда почти голые, но конические волоски сохраняются хотя бы в основании листовой пластинки. В начале мая при развёртывании листьев у части растений с обеих сторон пластинки заметны более длинные простые волоски длиной 1–2 мм.

Проведённые нами в последние годы исследования показали, что приведённый выше диагностический ключ не всегда применим и нуждается в корректировке. Например, в 2016 г. в естественном ареале (окрестности Токио и остров Сикоку) нами была отмечена значительная изменчивость *R. japonica* var. *japonica*. На равнине растения имели стелющиеся побеги (рис. 1, А, В), а в нижнем поясе гор их высота не превышала 1 м. Основание листовой пластинки у всех особей было кли-

новидным (рис. 1, С) и существенно отличалось от формы, типичной для растений в Средней России.

R. × bohemica демонстрирует высокую вариабельность, включая формирование на одном стебле листьев, сходных с листьями обоих родительских видов [Stafiniak et al., 2025]. Многие растения, идентифицируемые в Европе как *R. japonica*, особенно продуцирующие семена, с высокой вероятностью являются результатом бэккроссов с *R. × bohemica* [Irimia et al., 2025]. Растения из разных местообитаний (прибрежные, болотные, придорожные) демонстрируют различия в параметрах роста и распределении биомассы, что указывает на важную роль фенотипической пластичности [Yuan et al., 2022; Yuan et al., 2024].

В полевых условиях морфологическое разнообразие *R. × bohemica*, проявляющееся в высокой изменчивости признаков листовой пластинки, существенно осложняет точную идентификацию таксона. Таким образом, тра-

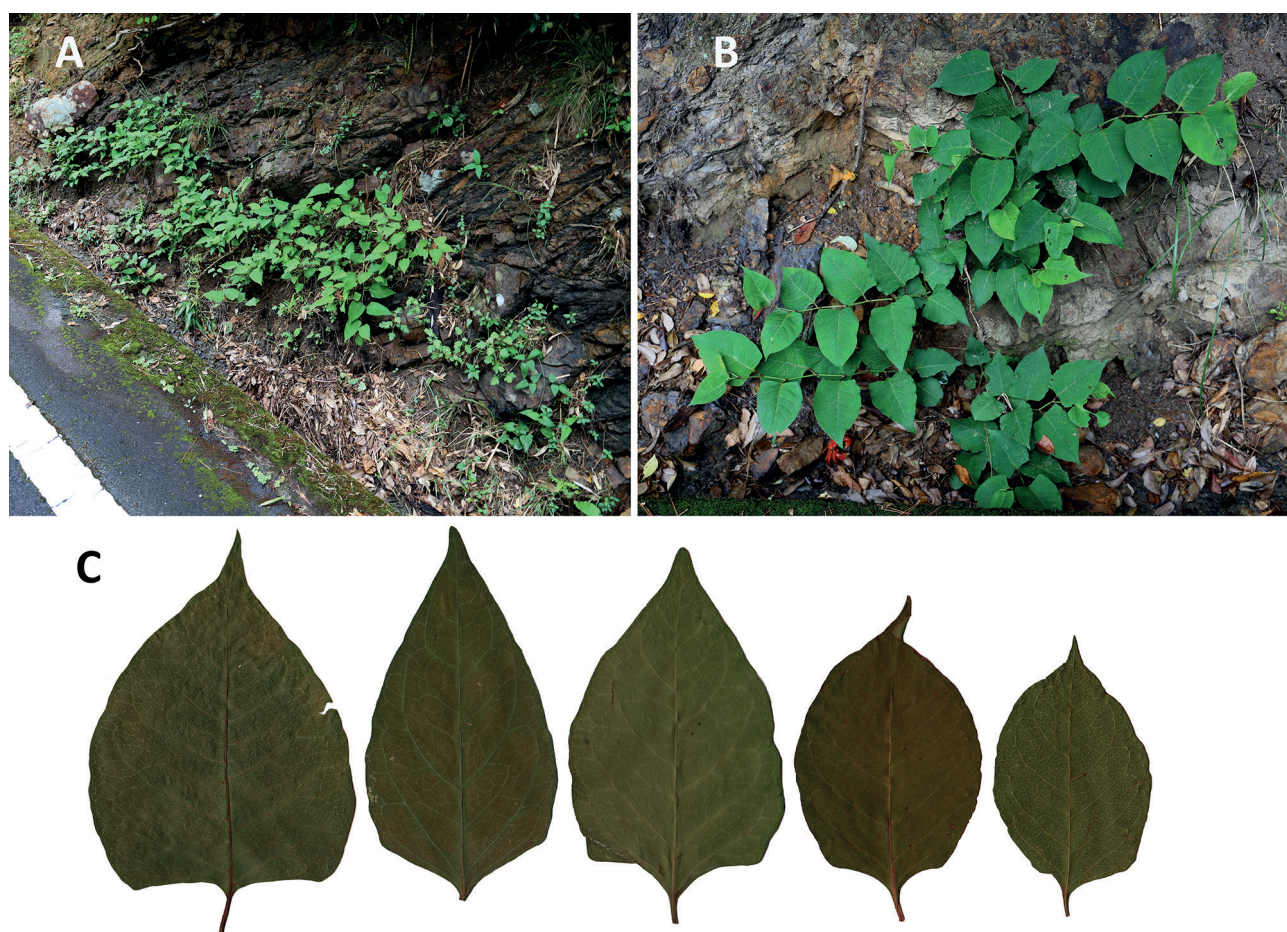


Рис. 1. А, В – стелющиеся растения *R. japonica* в естественном ареале; С – изменчивость формы листовой пластинки *R. japonica* в естественном ареале (каждый лист собран в разных клонах).

диционные диагностические признаки, такие как форма основания листа и характер опушения, часто оказываются недостаточно надёжными, что ведёт к недооценке распространения гибридов и их роли в инвазионном процессе. Исследование анатомии и микроморфологии даёт возможность выявить дополнительные диагностические признаки для систематики «трудных» таксонов [Atalay et al., 2016; Hrytsyna et al., 2019; Vinogradova et al., 2021].

Инвазионный успех комплекса *Reynoutria* в Европе в значительной степени обусловлен гибридизацией, которая выступила катализатором генетического и фенотипического разнообразия. Целью настоящего исследования является всесторонний анализ роли гибридизации в инвазионном процессе на основе интеграции данных молекулярно-генетического анализа (ISSR-маркеры) и детального изучения морфологических признаков (форма ли-

Таблица 1. Образцы рода *Reynoutria*, использованные для молекулярно-генетического анализа

№ об- разца	Таксон	Место сбора		Географиче- ские коорди- наты
1 (a, b)	<i>R. japonica</i> (<i>R. × bohemica</i> ?)	Чехия	Карловы Вары, кладбище	N 50.2300 E 12.8626
2	<i>Reynoutria × bohemica</i>		Прага, замок Троя, склон по границе ботанического сада	N 50.1200 E 14.4125
3			Прага, Вышеград, старое кладбище	N 50.0639 E 14.4168
4 (a, b)	<i>R. japonica</i>		Прага, Институт ботаники, ботанический сад	N 50.0717 E 14.4216
5	<i>R. × bohemica</i>	Полуостров Крым	Алушта, пустырь возле автостанции	N 44.6711 E 34.3979
6	<i>R. × bohemica</i> (<i>R. japonica</i> ?)		Ялта, Никитский ботанический сад	N 44.5069 E 34.2334
7	<i>R. × bohemica</i>	Московская обл.	Орехово-Зуевский р-н. Антропогенно нарушенный участок	N 55.5028 E 38.7936
8			Реутов. Антропогенно нарушенный участок	N 55.7519 E 37.8628
9 (a, b)	<i>R. Sachalinensis</i>	Россия	о. Сахалин, вдоль ручья	N 46.9353 E 142.7737
10 (a, b)	<i>R. japonica</i>	Япония, о-в Сикоку, пос. Минами. Вдоль лесной дороги		N 33.7342 E 134.5355
11	<i>R. × bohemica</i>	Москва	Станция «Северянин», вдоль железной дороги	N 55.839618 E 37.671238
12			Новокосино, придомовый участок	N 55.7339 E 37.8473
13	<i>R. × bohemica</i>	Московская обл.	Пушкинский р-н, станция Зеленоградская	N 56.0266 E 37.8328
14	<i>R. sachalinensis</i>	Москва	Новокосино, придомовый участок	N 55.7339 E 37.8473
15		Московская обл.	Одинцовский р-н, Звенигород. Одиночное растение за границей приусадебного участка	N 55.7267 E 36.8615
16	<i>R. × bohemica</i>	Люксембург, река Сюр. Вдоль реки		N 49.9093 E 5.9272
17	<i>R. × bohemica</i>	Московская обл.	Мытищи. Антропогенно нарушенный участок	N 55.8925 E 37.7707
18		Москва	Бирюлёво. Антропогенно нарушенный участок	N 55.5995 E 37.6746

Примечание: буквами «а» и «b» обозначены разные особи одного и того же таксона из одной популяции.

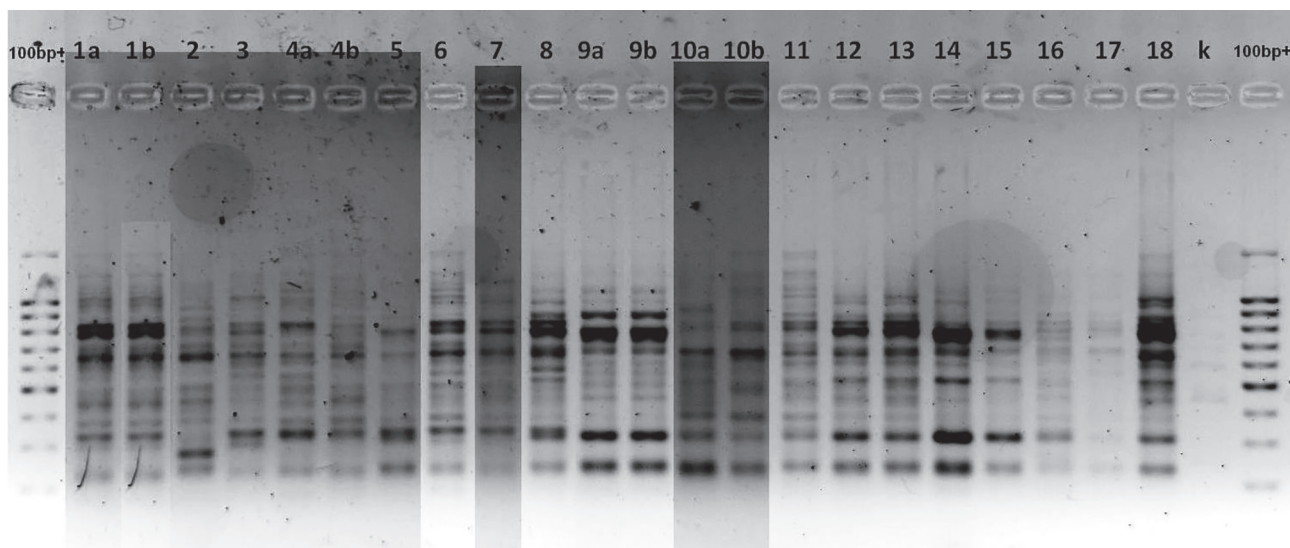


Рис. 2. Результаты электрофореза образцов *Reynoutria* с праймером M10.

ста и структура трихом) образцов *R. japonica*, *R. sachalinensis* и *R. × bohemica*. Данный интегративный подход позволит уточнить таксономическую структуру комплекса, выявить ключевые адаптивные черты, обеспечившие его стремительное распространение, и заложить основу для разработки эффективных стратегий мониторинга и контроля.

Материал и методика

Растительный материал для морфометрического анализа. *R. × bohemica*: листья собраны в 5 локальных популяциях (или клонах) г. Москвы и в 9 популяциях Московской области: в Балашихинском, Дмитровском, Долгопрудном, Мытищинском, Одинцовском (2 местообитания), Орехово-Зуевском, Пушкинском и Раменском районах. В анализ были включены также листья, собранные авторами в Люксембурге, в г. Вьянден и в зарослях по реке Сюр, а также с обильно плодоносящего растения, растущего по реке Ур, в Чехии в г. Прага и в окрестностях г. Карловы Вары, и клоны в поселках Южного берега Крыма.

R. japonica var. *japonica*: листья собраны авторами в естественном ареале в Японии в пос. Минами (о-в Сикоку) и в окрестностях г. Токио. Образцы из вторичного ареала собраны в ботаническом саду Карлова университета (Прага, Чехия). Ещё один образец, который, согласно документации, намеренно интродуцирован непосредственно из Японии, собран нами в Никитском ботаническом саду (Крым).

R. japonica var. *compacta*: листья с растений, культивируемых в Главном ботаническом саду Российской академии наук (ГБС РАН, Москва, Россия) и в ботаническом саду Карлова университета (Прага, Чехия).

R. sachalinensis: листья собраны авторами в трёх локальных популяциях (интродукционная популяция в ГБС РАН, г. Звенигород Московской области и район Новокосино г. Москвы) и получены из естественного ареала (окрестности г. Южно-Сахалинск).

Объём исследованного материала был увеличен за счёт просмотра гербарных образцов таксонов рода *Reynoutria*, хранящихся в Гербарии ГБС РАН (МНА), МГУ (MW) и в Гербарии МГПУ (MOSP).

Молекулярно-генетический анализ. ДНК выделена СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985] из листьев 22 образцов рода *Reynoutria* (табл. 1), высушенных в силикагеле.

Для ISSR-анализа использовались 5 ISSR-праймеров: M2, M7, UBC836, UBC841, UBC889. Условия ПЦР приведены в табл. 2. Электрофорез ПЦР-продуктов проводился в 1.7%-ном агарозном геле с добавлением бромида этидия в 0.5 × TBE буфере в течение часа. Затем фрагменты ДНК были сфотографированы в ультрафиолетовом свете (рис. 2) с помощью Гель-Док-системы (GelDoc-It Imaging System LCD/LM-26E, USA). Для оценки длины фрагментов использовался маркер молекулярного веса 100bp+. Дальнейшая обработка данных проводилась в

Таблица 2. Условия ПЦР с использованными ISSR-праймерами

Праймеры	M2 [(AC)8YG], UBC836 [(AG)8YA]	M8 [(GTG)5]	M7 [(CAG)5]	M10 [(CA)6RG]
Стадии процесса	1. Предварительная денатурация 3 мин при 94°C			
	2. Элонгация 30 с при 94°C, затем элонгация 30 с при 50°C	2. Элонгация 30 с при 94°C, затем элонгация 30 с при 52°C	2. Элонгация 30 с при 94°C, затем элонгация 30 с при 55°C	2. Элонгация 30 с при 94°C, затем элонгация 30 с при 45°C
	3. Элонгация 1 мин при 72°C			
	4. Стадии 2–3 повторяются 35 раз, каждый последующий раз элонгация при 72°C дольше на 2 с			
	5. Элонгация 3 мин при 72°C			

программах CrossChecker [Buntjer, 2000] и NewHybrids [Anderson, Thompson, 2002].

Морфометрический анализ листьев. Из каждой локальной популяции (= клона) брали по 3 осевых побега и просматривали по 2 листа с каждого. Листья с боковых побегов в анализ не включали, поскольку их форма отличается от формы листьев главного побега.

Форму основания листовой пластинки определяли по углу, сформированному средней жилкой и осью, проходящей от точки прикрепления черешка к нижнему краю листовой пластинки. Угол измеряли в программе Digimizer. Материал просматривали на цифровом микроскопе Keyence VHX-1000E при увеличении до 200^x для макроморфологических признаков и при увеличении до 2500^x для микроморфологических признаков. Для исследования ультраскульптуры листовой пластинки использовали сканирующий электронный микроскоп LEO 1430 VP.

Статистический анализ. Результаты обработаны методами математической статистики в программе PAST.

Результаты и обсуждение

Молекулярно-генетический анализ. Анализ данных ISSR методом Байеса в программе NewHybrids показал, что образцы *R. × bohemica* из разных частей ареала (Москва, Московская область, Крым, Западная Европа) с высокой долей вероятности являются гибридами второго поколения (F2) (рис. 3), т.е. подтвердилось гибридогенное происхождение таксона. Ряд образцов (в том числе и один из родительских видов – *R. japonica*) отнесены программой NewHybrids с приблизительно равной вероятностью либо к *R. japonica*, либо к возвратным гибридам (бэкрассам), что демонстрирует высокую вероятность гибридизации между *R. japonica* и *R. × bohemica*. Сомнительный образец из

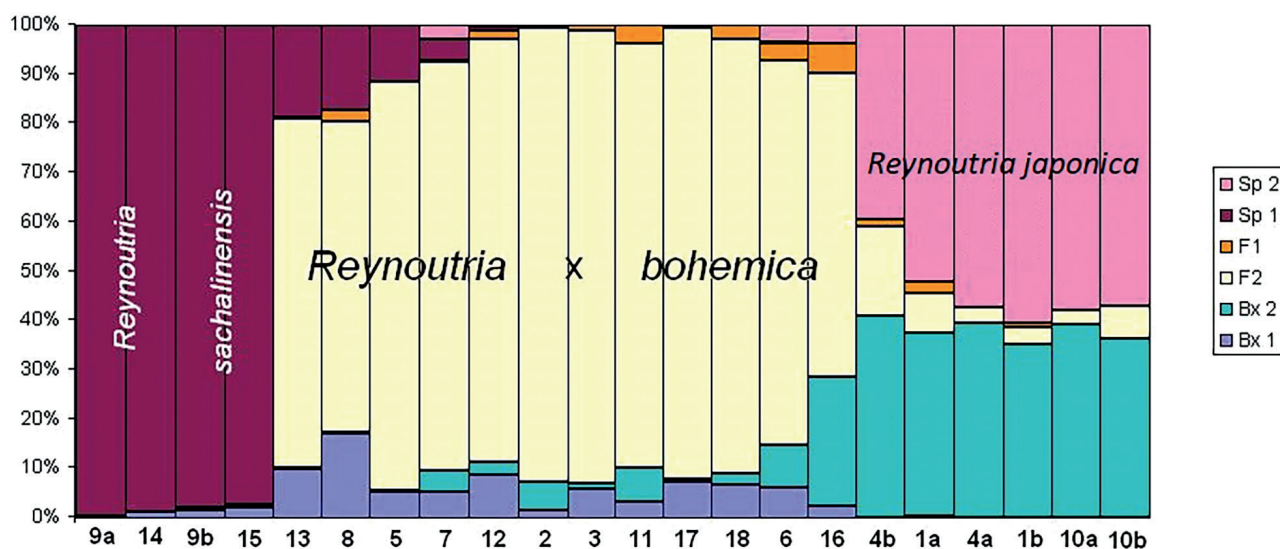


Рис. 3. Результаты Байесовского анализа образцов *Reynoutria*: апостериорные вероятности отнесения образцов к родительским видам, гибридам и бэкрассам: Sp1 – родительский вид 1 (*R. sachalinensis*); Sp2 – родительский вид 2 (*R. japonica*); F1 – гибрид первого поколения; F2 – гибрид второго поколения; Bx1 и Bx2 – бэкрассы.

Никитского ботанического сада (образец 6) отнесён к *R. × bohemica*.

Таким образом, образцы рода *Reynoutria* генотипически чётко различаются. Результаты Байесовского анализа свидетельствуют о том, что 3 образца (9, 14, 15) являются *R. sachalinensis*; к *R. japonica* относятся только собственно японские сборы, образец, собранный в г. Прага в ботаническом саду при Институте ботаники, а также образец, собранный на кладбище в г. Карловы Вары, первоначально определённый как *R. × bohemica* (т.е. культивируемые растения). Остальные образцы, собранные в спонтанных популяциях как в Европе, так и в России, относятся к *R. × bohemica*.

Морфометрический анализ листьев.

У всех видов листья черешковые, верхняя сторона листовой пластинки голая, листья гипостоматические, т.е. устьица у них располагаются только на нижней стороне листовой пластинки. Отмечено наличие трёх типов трихом:

- конические одноклеточные трихомы;
- однорядные нитевидные трихомы, состоящие из 1–8 клеток;
- пельтатные железистые трихомы.

R. sachalinensis хорошо отличается по сердцевидному основанию листа (рис. 4): угол между средней жилкой и осью от основания черешка к краю листовой пластинки у всех образцов тупой, т.е. $> 90^\circ$, и в среднем составляет $97.7 \pm 2.7^\circ$ (от 95 до 103°). Верхушка листа не оттянутая. Хорошо отличается таксон и по микроморфологическим признакам: на нижней стороне листовой пластинки имеются короткие трихомы по средней жилке, нитевидные длинные трихомы по второстепенным жилкам или вне жилок и очень редкие пельтатные железки, которые чаще имеют головку из 4 клеток (но встречаются железки и с 6-клеточной, и с 8-клеточной головкой).

Средняя длина длинных трихом у звенигородского образца 256.6 (149–494) мкм, у новокосинского образца – 373.5 (210–494) мкм. Очень длинных трихом (до 2 мм), которые упоминаются в определителях, мы не находили.

R. japonica var. *compacta* выделяется среди других таксонов по плотной текстуре и по форме листовой пластинки. Листья у этого растения кожистые и б/м округлые, а нередко ширина листа превышает его длину (рис. 5).

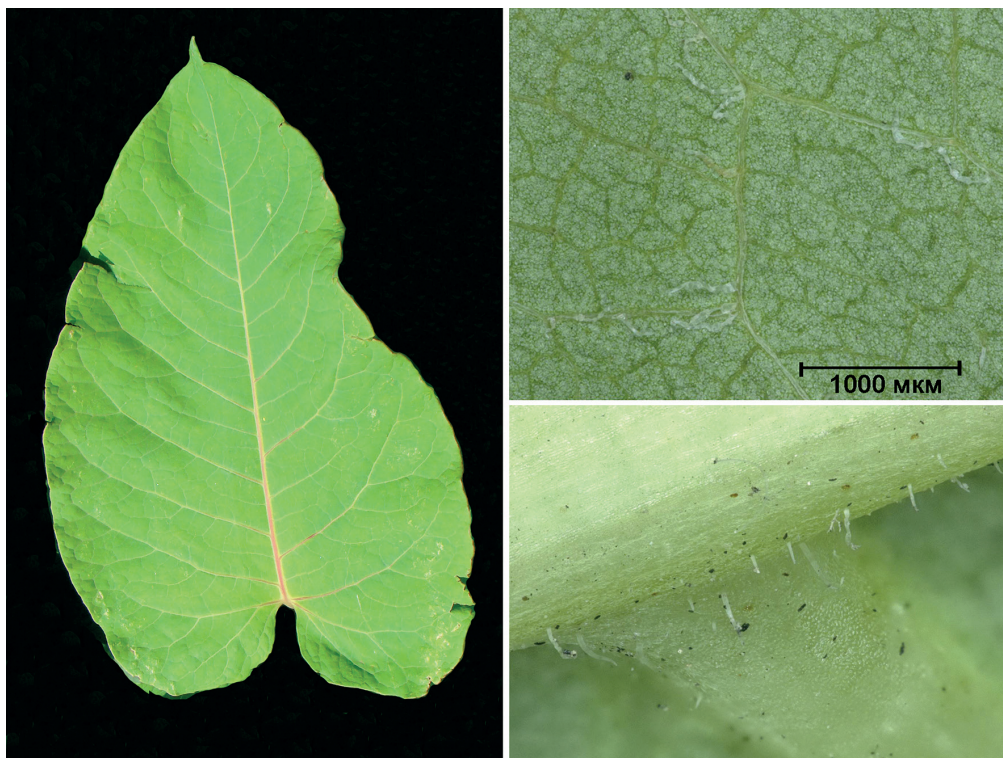


Рис. 4. Лист *Reynoutria sachalinensis*: сердцевидное основание, длинные трихомы по второстепенным жилкам и короткие трихомы по средней жилке.

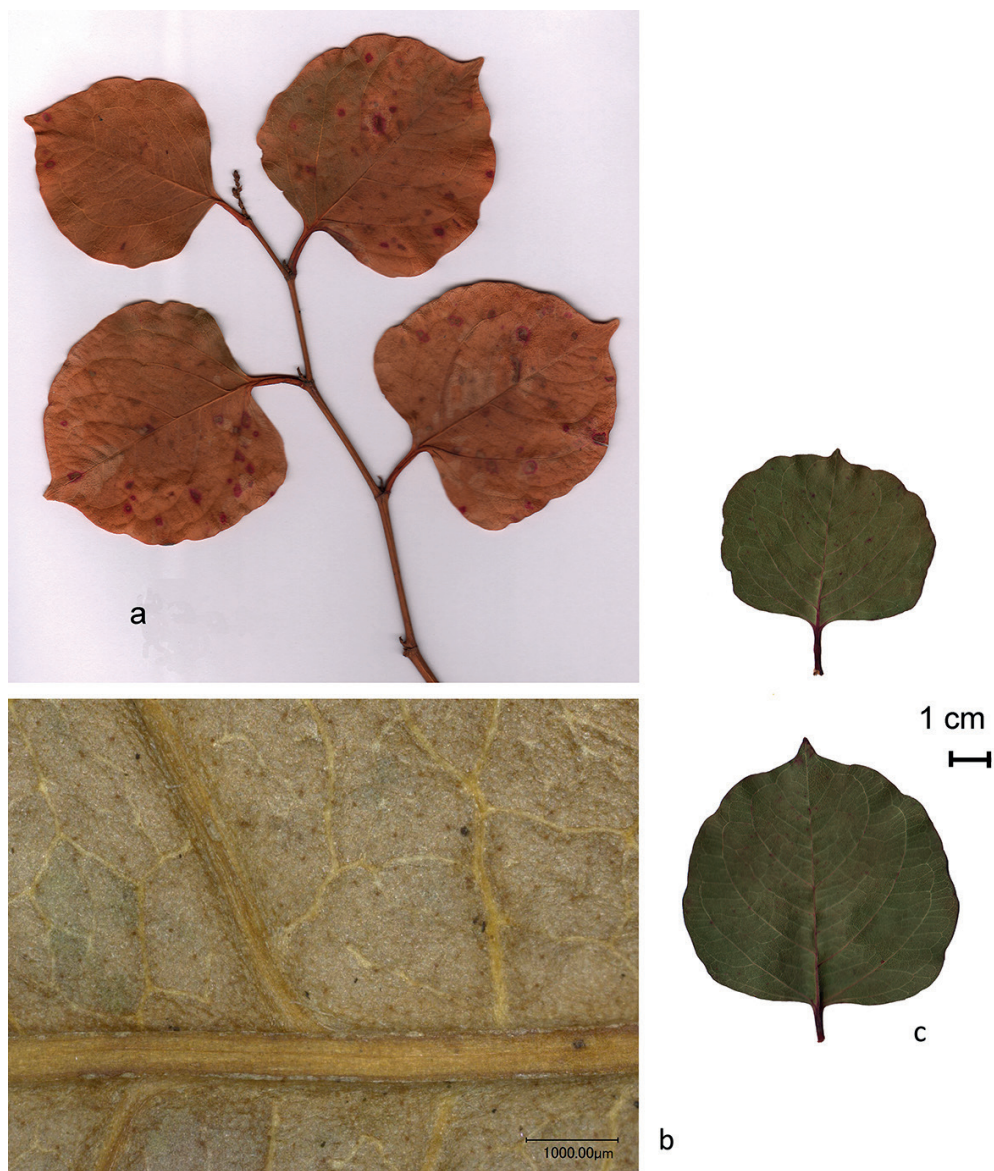


Рис. 5. Листья (а, с) и нижняя сторона (b) листа *Reynoutria japonica* var. *compacta*.

На нижней стороне листа имеются пельтатные железки, но трихомы отсутствуют, в том числе и по жилкам.

R. japonica var. *japonica* в естественном ареале (см. рис. 1) имеет клиновидное основание листа, угол между средней жилкой и осью от основания черешка к краю листовой пластинки у всех образцов острый, т.е. $<90^\circ$, и в среднем составляет $63.4 \pm 4.5^\circ$ (от 54 до 79°). Образец этого таксона из Никитского ботанического сада, который, согласно документации, намеренно интродуцирован непосредственно из Японии, но по генетическому анализу относится к *R. × bohemica*, также характеризуется острым углом (70°), однако имеет более округлую форму. На немногочисленных гербарных образцах, собранных не-

посредственно в Японии (МНА, MW, MOSP), этот признак также прослеживается.

Форма листьев всех остальных образцов варьирует настолько сильно, что по этому признаку разграничивать во вторичном ареале *R. japonica* var. *japonica* от *R. × bohemica* достаточно проблематично. Поэтому остальные образцы из европейской части вторичного ареала мы относили к гибридогенному комплексу *R. × bohemica*, включающему бэк-кроссы с родительскими видами, что и подтверждено молекулярно-генетическим анализом.

R. × bohemica: форма основания листовой пластинки варьирует от слабо сердцевидной (угол 97°) до округло-клиновидной (угол 73°), в среднем $84.2 \pm 1.6^\circ$. Форма варьирует

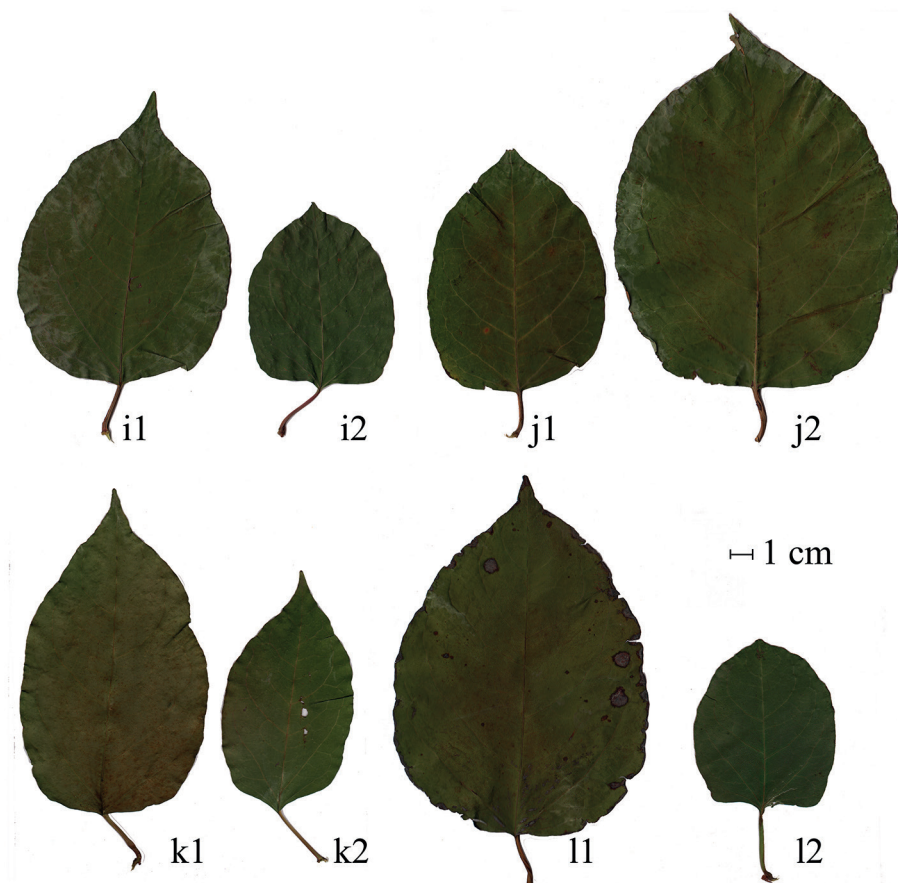


Рис. 6. Листья *Reynoutria* × *bohemica*: i–l – разные клоны из Средней России (с индексом 1 с осевых побегов, а с индексом 2 – с боковых побегов того же растения).

даже в пределах одного клона, что мы наблюдали в многокилометровой заросли в долине реки Сюр в Люксембурге. К тому же листья, формирующиеся к концу вегетационного сезона (на боковых побегах или на верхушках осевых побегов), нередко значительно отли-

чаются по форме от листьев срединной формации на осевых побегах (рис. 6). Верхушка листа оттянуто-заострённая.

Напротив, микроморфологические признаки листьев у всех образцов варьируют слабо. На верхней стороне листовой пластин-

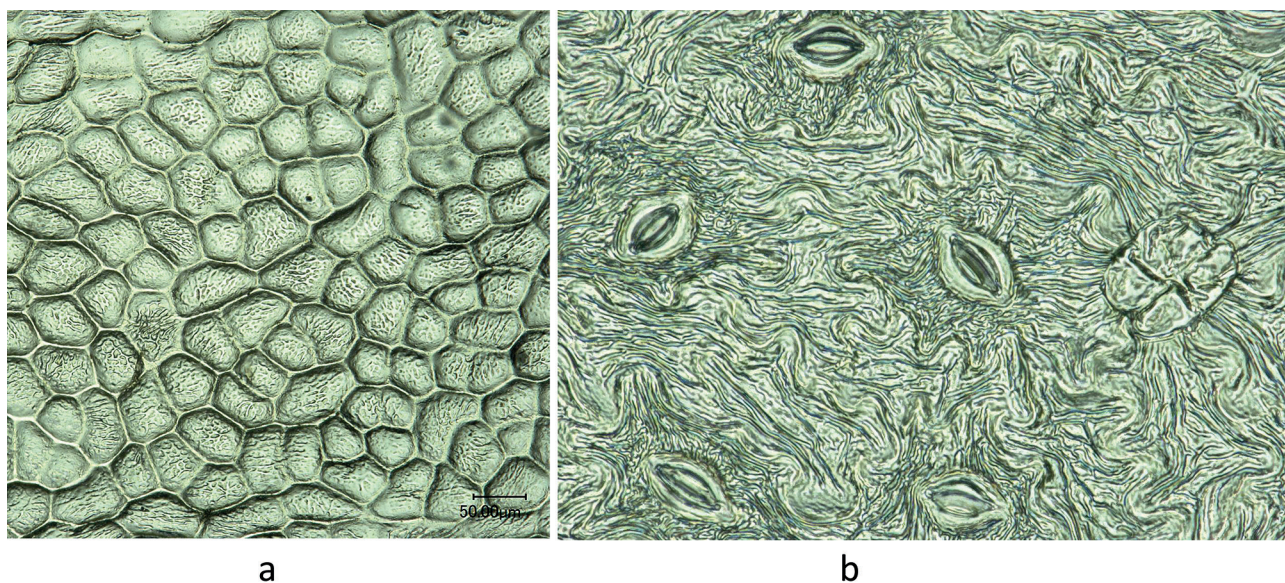


Рис. 7. Эпидермис листа *R. x bohemica*: а – верхняя сторона листа; б – нижняя сторона листа с устьицами и пельтатной железкой с 4-клеточной головкой.

ки трихомы отсутствуют. На нижней стороне листа имеются пельтатные железки, расположенные вне жилок (рис. 7). Число их составляло от 3 до 5 на мм², а диаметр – от 40 до 50 мкм. Острые конические одноклеточные трихомы по главной жилке отсутствуют у образцов, собранных в Чехии и Люксембурге, а также в одной из популяций Московской области (из Орехово-Зуево). На гербарных листах, хранящихся в МНА, MW и MOSP, этот тип трихом отмечен лишь у 40% образцов. Таким образом, диагностическая ценность наличия одноклеточных конических трихом на средней жилке у *R. × bohemica* подтверждена для популяций средней полосы России, но не для чешских популяций, откуда собственно этот таксон и описан, что подчёркивает географическую изменчивость морфологических признаков гибрида в пределах вторичного ареала [Vinogradova et al., 2021].

Длина устьица (L) колеблется от 27.0 до 35.6 мкм, составляя в среднем 31.5 ± 0.3 мкм (CV = 7%). Диаметр устьица (D) варьирует от 17.0 до 24.9 мкм, составляя в среднем 21.0 ± 0.3 мкм (CV = 8%). Форма устьиц удлинённая, L/D = 1.5. Средняя площадь одного устьица составляет 519.8 ± 8.8 мкм², число устьиц – 3–5 в поле зрения микроскопа при увеличении 1500^x, т.е. 76–127 шт/мм².

Обсуждение

Полученные нами результаты подтверждают, что интродуцированная в Европу более века назад стерильная *R. japonica* var. *japonica* компенсировала исходный недостаток генетического разнообразия за счёт обширной межвидовой гибридизации с позднее завезённой *R. sachalinensis*. Образовавшийся фертильный гибрид *R. × bohemica*, способный к обратному скрещиванию, запустил процесс интенсивной генетической интрогрессии, что в итоге привело к формированию сложного гибридного комплекса [Mandák et al., 2005]. Этот сценарий является наглядной иллюстрацией классической гипотезы о том, что гибридизация может выступать мощным стимулом эволюции инвазивности у растений [Ellstrand, Schierenbeck, 2006]. Наши генетические данные, показавшие, что большинство исследованных спонтанных популяций

в Европе и России представлены гибридами второго поколения (F2) или бэккроссами, согласуются с выводами других исследований, отмечающих доминирование гибридных генотипов в центральноевропейском регионе [Bailey et al., 2007; Mandák et al., 2003; Mandák et al., 2005]. Примечательно, что даже образец, документально интродуцированный из Японии и морфологически сходный с *R. japonica*, был генетически идентифицирован как *R. × bohemica*. Это подтверждает точку зрения о том, что присутствие «чистой» *R. japonica* var. *japonica* за пределами культуры часто переоценивается, а таксономическая структура инвазионных популяций определяется в первую очередь динамичным гибридным комплексом [Mered'a et al., 2019].

Выявленная чрезвычайно высокая морфологическая изменчивость, особенно по признакам листовой пластинки, является прямым следствием гибридогенеза и последующей рекомбинации. Традиционные диагностические признаки, такие как форма основания листа, демонстрируют значительный полиморфизм даже в пределах одного клона, что делает надёжное полевое различие *R. japonica* и *R. × bohemica* практически невозможным. Эта изменчивость, однако, не является случайной. Она может рассматриваться как проявление высокой фенотипической пластичности – ключевой черты, часто ассоциируемой с успехом инвазионных видов [Richards et al., 2006]. Способность гибридных генотипов продуцировать широкий спектр фенотипов в ответ на различные условия среды обеспечивает им возможность быстрой адаптации и колонизации разнообразных экологических ниш вторичного ареала [Parepa et al., 2013]. Таким образом, инвазионный успех *Reynoutria* следует рассматривать как следствие синергии двух основных факторов: 1) гибридизации, резко увеличившей генетическое разнообразие и восстановившей половую репродукцию; 2) унаследованной высокой фенотипической пластичности, обеспечивающей быструю адаптацию.

Наши микроморфологические наблюдения выявили как устойчивые черты, так и географическую изменчивость. Наиболее стабильным признаком оказалось наличие

пельтатных железок с 4-клеточной головкой у всех исследованных таксонов. Однако мы не обнаружили железок с 2- или 14-клеточными головками, описанных для корейских популяций [Moon et al., 2011; Khalil et al., 2020], что может указывать на определённую географическую дифференциацию или на потерю части признакового разнообразия в инвазионных популяциях. Критически важным результатом является подтверждение географической изменчивости диагностического признака – острых конических трихом на средней жилке у *R. × bohemica*. Их отсутствие у растений из Чехии, Люксембурга и части российских популяций свидетельствует о том, что морфология гибрида может существенно варьировать в разных частях вторичного ареала. Это подчёркивает риск использования единичных локальных морфологических ключей для идентификации таксонов в масштабах всего континента и указывает на возможные локальные адаптации или стохастические процессы при формировании фенотипа гибридных популяций [Jugieau et al., 2024].

В целом комплекс *Reynoutria* в Европе представляет собой классический пример динамичного «гибридного натиска», где непрерывные процессы гибридизации и обратного скрещивания поддерживают высокий уровень генетического и фенотипического разнообразия, обеспечивая устойчивость и экспансивность инвазионных популяций. Это создаёт серьёзные вызовы для контроля, поскольку традиционные методы, нацеленные на определённый вид, могут быть неэффективны против генетически разнородного и фенотипически пластичного гибридного комплекса [Rius, Darling, 2014]. Наше исследование наглядно демонстрирует необходимость применения интегративных подходов, сочетающих молекулярно-генетические методы (такие как ISSR-анализ или более современные методы SNP-генотипирования) с детальным морфометрическим анализом, для точной идентификации таксонов и понимания структуры подобных инвазионных комплексов. Только такой подход позволяет получить надёжную основу для разработки эффективных стратегий мониторинга и управления инвазионны-

ми популяциями, учитывающих их реальную генетическую сложность и адаптивный потенциал.

Заключение

Проведённое комплексное исследование, основанное на интеграции данных молекулярно-генетического (ISSR-анализ) и детального морфометрического анализа, позволило всесторонне оценить роль гибридизации в инвазионном успехе комплекса *Reynoutria* в Европе.

Генетический анализ подтвердил, что спонтанные популяции комплекса на исследуемой территории (европейская часть России, Крым, Центральная Европа) представлены преимущественно гибридогенным таксоном *R. × bohemica*, относящимся к гибридам второго поколения (F2) или являющимся продуктом обратных скрещиваний (бэкроссов). Это свидетельствует о том, что гибридизация стала ключевым механизмом, преодолевшим первоначальный репродуктивный барьер и создавшим основу для взрывного роста генетического разнообразия.

Детальный морфометрический анализ выявил чрезвычайно высокую изменчивость диагностических признаков листа (особенно формы основания) у гибридных форм, что делает ненадёжной их полевую идентификацию на основе лишь макроморфологии. Установлено, что многие особи, определяемые в Европе как *R. japonica*, с высокой вероятностью являются гибридами.

Обнаружена географическая специфичность важного диагностического микропризнака — наличия конических трихом на средней жилке у *R. × bohemica*. Его отсутствие в популяциях Чехии и Люксембурга при наличии в большинстве популяций Средней России подчёркивает, что морфологическая диагностика в масштабах континента требует учёта региональной изменчивости.

Инвазионный успех комплекса обусловлен синергическим действием следующих двух факторов: 1) гибридизация, обеспечившая генетическое и репродуктивное «обновление» популяций; 2) высокая фенотипическая пластичность, унаследованная от родительских видов, что позволяет гибридам

быстро адаптироваться к разнообразным условиям вторичного ареала.

Результаты работы имеют непосредственное прикладное значение. Они доказывают необходимость перехода от видовой идентификации к анализу генетической структуры популяций при мониторинге и планировании мер контроля за инвазиями комплекса *Reynoutria*. Эффективность мер борьбы может существенно варьировать в зависимости от преобладающих в популяции генотипов (клоновая *R. japonica* vs. генетически разнообразный гибридный рой). В качестве перспективных направлений дальнейших исследований можно выделить: изучение корреляции между конкретными гибридными генотипами и такими свойствами, как устойчивость к гербицидам, скорость роста и конкурентная способность; мониторинг дальнейшей эволюционной динамики гибридного комплекса в условиях меняющегося климата.

Таким образом, работа вносит существенный вклад в понимание эволюционных механизмов биологических инвазий, наглядно демонстрируя, как гибридизация может трансформировать генетически бедную интродуцированную популяцию в высокоадаптивный и агрессивно расселяющийся комплекс, представляющий серьёзную проблему для биологического разнообразия.

Финансирование работы

Работа проведена по теме государственного задания ГБС РАН № 126020216354-6 «Устойчивость естественных экосистем, сообществ и видов к биологическим инвазиям: индикаторы инвазионной активности и меры контроля расселения чужеродных видов растений».

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

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Anderson E.C., Thompson E.A. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // *Genetics*. 2002. Vol. 160. P. 1217–1229.
- Atalay Z., Celep F., Bara F., Doğan M. Systematic significance of anatomy and trichome morphology in *Lamium* (Lamioideae; Lamiaceae) // *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2016. Vol. 225. P. 60–75. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.10.006>
- Bailey J.P., Bimová K., Mandák B. The potential role of polyploidy and hybridisation in the further evolution of the highly invasive *Fallopia* taxa in Europe // *Ecological Research*. 2007. Vol. 22. P. 920–928. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0419-3>
- Buhk C., Thielsch A. Hybridisation boosts the invasion of an alien species complex: Insights into future invasiveness // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2015. Vol. 17. P. 274–283. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.05.001>
- Buntjer J.B. Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data // *Plant & Animal Genome VIII Conference*. 2000. P. 9–12.
- Cîrlig N., Calalb T., Teleuță A. Biometric and anatomical study of the species of *Polygonum sachalinensis* F. Schmidt. // *Journal of Botany*. 2016. Vol. 8 (13). P. 64–71.
- Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // *Euphytica*. 2006. Vol. 148. P. 35–46. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-5939-3>
- Hodálová I., Mártonfiová L., Skokanová K., Španiel S., Mered'a Jr. P. *Fallopia* × *moravica* (Polygonaceae), a new hybrid between *Fallopia compacta* and *F. sachalinensis* // *Phytotaxa*. 2022. Vol. 572(2). P. 123–143. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.572.2.1>
- Hrytsyna M., Skybitska M., Salamon I. Morphological and anatomical structural features of shoots of species of the genus *Thymus* L., introduced in Botanical Garden of Lviv National University named after Ivan Franko // *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*. 2019. Vol. 3. P. 38–50. <https://doi.org/10.15414/agrobiodiversity.2019.2585-8246.038-050>
- Gioria M., Hulme P. E., Richardson D. M. et al. Why are invasive plants successful? // *Annual Review of Plant Biology*. 2023. Vol. 74(1). P. 635–670. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070522-071021>
- Irimia R.E., Zhao W., Cao P., Parepa M., Liao Z.Y., Wang S., ... & Richards C.L. Cross-continental shifts of ecological strategy in a global plant invader // *Global Ecology and Biogeography*. 2025. Vol. 34, no. 2. e70001. <https://doi.org/10.1111/geb.70001>
- Jugieau E., Talmot V., Staentzel C., Noir S., Hardion L. A knot of hybrids: Differentiating Asian knotweeds in North-Eastern France using genetic, cytological, and morphological data // *Journal of Systematics and Evolution*. 2024. Vol. 62(6). P. 1218–1226. <https://doi.org/10.1111/jse.13075>

- Khalil A.A.K., Akter K.-M., Kim H.-J., Park W.S., Kang D.-M., Koo K.A., Ahn M.-J. Comparative inner morphological and chemical studies on *Reynoutria* species in Korea // *Plants*. 2020. Vol. 9(2). Art. 222. <https://doi.org/10.3390/plants9020222>
- Kołodziejczyk J., Fijarczyk A., Porth I. et al. Genomic investigations of successful invasions: the picture emerging from recent studies // *Biological Reviews*. 2025. Vol. 100(3). P. 1396–1418. <https://doi.org/10.1111/brv.70005>
- Kim J.Y., Park Ch.-W. Morphological and chromosomal variation in *Fallopia* section *Reynoutria* (Polygonaceae) in Korea // *Brittonia*. 2000. Vol. 52(1). P. 34–48.
- Mandák B., Bímová K., Pyšek P., Štěpánek J., Plačková I. Isoenzyme diversity in *Reynoutria* (Polygonaceae) taxa: escape from sterility by hybridization // *Plant Systematics and Evolution*. 2005. Vol. 253. P. 219–230. <https://doi.org/10.1007/s00606-005-0316-6>
- Mandák B., Pyšek P., Lysak M., Suda J., Krahulcová A., Bímová K. Variation in DNA-ploidy levels of *Reynoutria* taxa in the Czech Republic // *Annals of Botany*. 2003. Vol. 92(2). P. 265–272. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg141>
- Mereďa Jr. P., Koláriková Z., Hodálová I. Cytological and morphological variation of *Fallopia* sect. *Reynoutria* taxa (Polygonaceae) in the Krivánska Malá Fatra Mountains (Slovakia) // *Biologia*. 2019. Vol. 74. P. 215–236. <https://doi.org/10.2478/s11756-018-00168-w>
- Moon H.-K., Park J.H., Park Ch.-W. Trichome morphology of *Fallopia* sect. *Reynoutria* (Polygonaceae) in Korea // *Korean J. Pl. Taxon*, 2011. Vol. 41(1). P. 51–57.
- Olshanskyi I.G., Antonenko S.I. A new nomenclatural combination in *Reynoutria* (Polygonaceae) // *Ukrainian Botanical Journal*. 2023. Vol. 80(2). P. 133–135. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.02.133>
- Parepa M., Fischer M., Bossdorf O. Environmental variability promotes plant invasion // *Nature Communications*. 2013. Vol. 4. Art. 1604. <https://doi.org/10.1038/ncomms2632>
- Richards C.L., Bossdorf O., Muth N.Z., Gurevitch J., Pigliucci M. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9(8). P. 981–993. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00950.x>
- Rius M., Darling J.A. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? // *Trends in Ecology & Evolution*. 2014. Vol. 29(4). P. 233–242. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.003>
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Molecular Biology*. 1985. Vol. 5. P. 69–76.
- Stafiniak M., Bielecka M., Kujawa K. et al. Integrative morphological, phytochemical, and molecular identification of three invasive and medicinal *Reynoutria* species // *Scientific Reports*. 2025. Vol. 15. Art. 6001. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-90494-2>
- VanWallendael A., Hamann E., Franks S.J. Evidence for plasticity, but not local adaptation, in invasive Japanese knotweed (*Reynoutria japonica*) in North America // *Evolutionary Ecology*. 2018. Vol. 32. P. 395–410. <https://doi.org/10.1007/s10682-018-9942-7>
- Vercellino R. B., Hernández F., Presotto A. The role of intraspecific crop–weed hybridization in the evolution of weediness and invasiveness: Cultivated and weedy radish (*Raphanus sativus*) as a case study // *American Journal of Botany*. 2023. Vol. 110(9). e16217. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16217>
- Vinogradova Yu., Kuklina A., Ryabchenko A. Taxonomic characteristics of vegetative organs for invasive species of *Reynoutria* Houtt. // *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*. 2021. Vol. 5(1). P. 160–168. <https://doi.org/10.15414/ainhql.2021.0015>
- Yuan W., Pigliucci M., Richards C.L. Rapid phenotypic differentiation and local adaptation in Japanese knotweed s.l. (*Reynoutria japonica* and *R. × bohemica*, Polygonaceae) invading novel habitats // *bioRxiv*. 2022. <https://doi.org/10.1101/2022.03.07.483296>
- Yuan W., Pigliucci M., Richards C.L. Rapid phenotypic differentiation in the iconic Japanese knotweed s.l. invading novel habitats // *Scientific Reports*. 2024. Vol. 14. Art. 14640. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-64109-1>

THE MEANING OF HYBRIDIZATION IN THE INVASIVE SUCCESS OF THE *REYNOUTRIA* HOUTT. SPP. (POLYGONACEAE) IN EUROPE: INTEGRATION OF GENETIC AND MORPHOLOGICAL DATA

© 2026 Vinogradova Yu.K.^{a,1}, Shelepova O.V.^{a,2}, Galkina M.A.^{a,3}, Mayorov S.R.^{b,4}

^aTsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, 4, Botanicheskaya str., Moscow 127276 ^bLomonosov Moscow State University, Moscow 119991

e-mail: ¹gbsad@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>, ²shov_gbsad@mail.ru; ORCID iD <https://orcid.org/0000-0003-2011-6054>, ³mawa.galkina@gmail.com; ORCID iD <https://orcid.org/0000-0002-3707-1473>, ⁴saxifraga@mail.ru; ORCID iD <https://orcid.org/0000-0002-5493-2386>

The role of hybridization in the successful invasion of *Reynoutria* complex in Europe was studied. Samples of *Reynoutria* species from their native and secondary distribution ranges were examined: *R.sachalinensis* (3 samples), *R.japonica* (3 samples), and their cultigenic hybrid *R. × bohemica*, which originated in the secondary range of the parent species (12 samples). These taxa are alien naturalized species. *R. × bohemica* is capable of backcrossing, which triggered a process of intense introgression and the formation of a hybrid complex with high genetic and phenotypic diversity.

Molecular genetic analysis (ISSR markers) confirmed that the majority of spontaneous populations in Europe and Russia are represented by second-generation hybrids (F2) or backcrosses, rather than by the «pure» species of *R.japonica*. Morphometric analysis of leaves revealed high variability in diagnostic traits, particularly in leaf base shape, complicating field identification of the taxa. Geographic variability in micro-traits (the presence of conical trichomes on the midvein) was discovered.

The invasive success of the complex is explained by the synergy of hybridization, which provided genetic diversity and restored sexual reproduction, and high phenotypic plasticity, facilitating rapid adaptation to various conditions. The results underscore the importance of an integrative approach combining genetic and morphological methods for effective monitoring and control of invasive populations.

Key words: hybridization, invasion, ISSR-analysis, leaf, trichomes, micromorphology, phenotypic plasticity, *Reynoutria*, *Fallopia*.