









Научная статья

Полиморфизм *Erigeron canadensis* L. на протяжении Транссибирской магистрали

М.А. Галкина^{1*} , В.Н. Зеленкова² , А.Ю. Курской² ,
М.Ю. Третьяков² , В.К. Тохтарь² , Ю.К. Виноградова¹ 

¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Россия, г. Москва, ул. Ботаническая, д. 4

² Белгородский государственный национальный исследовательский университет, 308015, Россия, г. Белгород, ул. Победы, д. 85

*mawa.galkina@gmail.com

Поступила в редакцию: 22.02.2022

Доработана: 04.05.2022

Принята к печати: 11.05.2022

Опубликована онлайн: 19.08.2022

DOI: 10.23859/estr-220222

УДК 581.9:575.2:58.02

Аннотация. Транспортные коридоры служат одним из основных векторов инвазии при расселении растений на дальние расстояния. Транссибирская магистраль является уникальным объектом для исследования распространения чужеродных растений в глобальном масштабе, поскольку соединяет две части света с различным набором аборигенных видов. В качестве модельного объекта был взят инвазионный вид североамериканского происхождения, встречающийся на всем протяжении Транссиба – *Erigeron canadensis* L. Вид произрастает непосредственно на железнодорожном полотне и прилегающих к нему откосах, поэтому, вероятно, расселяется именно по транспортному коридору, а не попадает на железную дорогу из близлежащих населенных пунктов. На основании анализа строения участков хлоропластной ДНК (rpl32–trnL и trnL–trnF) все особи были разделены на три гаплотипа: первые два были представлены образцами из Европейской России, а в третий вошли, помимо оставшегося европейского материала, все образцы с Урала, Западной Сибири и Дальнего Востока. Эти данные подтверждают нашу гипотезу о ведущей роли Транссиба в расселении *E. canadensis* с запада на восток России. Однако выделенные гаплотипы свидетельствуют о низкой степени полиморфизма исследуемых участков генома *E. canadensis*; таким образом, результаты его успешной инвазии главным образом связаны с модификационной изменчивостью.

Ключевые слова: мелколепестник канадский, флора железных дорог, инвазионные виды, популяции, ITS1–2, rpl32–trnL, trnL–trnF, модификационная изменчивость

Введение

В Европе натурализовались несколько видов рода *Erigeron* (мелколепестник) секции *Conyza*: *E. bilbaoanus* (J. Rémy) Cabrera, *E. blakei* Cabrera, *E. bonariensis* L., *E. canadensis* L., *E. sumatrensis* Retz.; кроме того, в качестве эфемерофита отмечен *E. trilobus* (Decne) Boiss. (Виноградова, 2012). Наиболее распространены три вида (*E. bonariensis*, *E. canadensis* и *E. sumatrensis*), которые в настоящее время произрастают и в России (Виноградова, 2012; Галкина и Виноградова, 2011).

E. canadensis (мелколепестник канадский) – однолетнее или озимое двулетнее растение североамериканского происхождения. Ему свойственно семенное размножение, причем даже небольшие особи могут за вегетационный сезон производить около 2000 семян. Этим объясняется тот факт, что вид активно захватывает новые территории и с 2018 г. включен в Топ-100 самых опасных инвазионных видов России (Дгебуадзе и др., 2018; Vinogradova et al., 2018). Согласно базам данных DAISIE (Handbook..., 2009) и GT IBMA, вид входит в первую десятку наиболее агрессивных инвазионных видов Европы. Выявление таких таксонов растений и изучение их адаптационных возможностей является актуальной задачей современной ботаники. Инвазионные виды представляют собой вторую по значению угрозу естественному биоразнообразию после разрушения местообитаний (Bellard et al., 2016; Olmstead, 2006). В фитоценозы, куда проникли одни инвазионные виды, потом легко внедряются и другие (Hess et al., 2019).

Все виды растений Земли, как в естественном, так и во вторичном ареале, подвержены микроэволюционным процессам. Полиморфизм популяций определенного вида в какой-либо части ареала свидетельствует о высокой степени изменчивости генома, которая может быть связана с влиянием как абиотических, так и биотических факторов среды. Высокая степень изменчивости генома, в свою очередь, говорит о существенной пластичности и широком адаптационном потенциале, вероятно, обусловленном большим диапазоном нормы реакции и модификационной изменчивостью или же с высокой степенью полиморфизма. Интенсивность указанных процессов, а также причины, инициирующие их, могут быть совершенно различными. Для ряда других представителей семейства Asteraceae среди таких факторов отмечаются, например, влияние фитофагов, как в случае с *Hieracium × robustum* Fr. и фитофагом-галлообразователем *Aulacidea hieracii* (L., 1758) (Крицкая и др., 2019), а также переход к апомиксису, как у некоторых представителей родов *Chondrilla* и *Taraxacum* (Kashin et al., 2019; Van Dijk et al., 2020).

Таким образом, рассмотрение достаточно удаленных друг от друга популяций одного вида позволяет оценить его экологическую пластичность и проследить степень изменчивости генома. Дороги (железные и автомобильные) играют двойную роль: они позволяют растениям беспрепятственно расселяться на дальние расстояния, а также служат очагами-«донорами», из которых непреднамеренно занесенные чужеродные виды распространяются в близлежащие фитоценозы (Виноградова и др., 2020; Галкина и др., 2021; Christen and Matlack, 2006; Wagner et al., 2021). Транссибирская магистраль соединяет Европу и Азию, обладающих различным набором аборигенных видов, однако инвазионный вид *E. canadensis* отмечен на всем ее протяжении. Поскольку условия железной дороги характеризуются высокой степенью стабильности, рассматриваемые нами популяции данного вида отличаются действием исключительно абиотических факторов, связанных с климатом. *E. canadensis* чаще всего произрастал на железнодорожном полотне и прилегающих к нему откосах, но иногда встречался и в полосе отчуждения. На наш взгляд, встречаемость этого вида непосредственно на железнодорожном полотне говорит о том, что он распространялся напрямую по Транссибирской магистрали и оттуда уже попадал в близкорасположенные населенные пункты. Мы решили проверить эту гипотезу с помощью молекулярно-генетического анализа.

E. canadensis произрастал чаще всего непосредственно на железнодорожном полотне и прилегающих к нему откосах, но иногда обнаруживался и в полосе отчуждения. На наш взгляд, встречаемость данного вида непосредственно на железнодорожном полотне свидетельствует о том, что он распространялся непосредственно по Транссибирской магистрали и далее попадал в близкорасположенные населенные пункты, а не наоборот. Эту гипотезу мы решили проверить с помощью молекулярно-генетического анализа.

Цель нашего исследования состояла в выявлении генетических различий между особями *Erigeron canadensis*, произрастающими на разных участках Транссибирской магистрали.

Материалы и методы

ДНК была выделена из листьев гербарных образцов *E. canadensis*, собранных вдоль железнодорожного полотна в Европейской части России (Ярославская, Костромская и Владимирская области), на Урале (Свердловская область), в Западной Сибири (Тюменская область) и на Дальнем Востоке (Хабаровский и Приморский край) (Табл. 1; Рис. 1). Выделение ДНК выполнялось

с помощью набора «ДНК-Экстрэн-3» (ЗАО «Синтол», Россия). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе Biorad T-100 (США). Для ядерного рибосомного внутреннего транскрибируемого спейсера 1–2 (ITS1–2) использовались праймеры pnc18s10 (прямой) и c26A (обратный) при температуре отжига 58 °С. Для хлоропластного высоковариабельного некодирующего межгенного спейсера *rpl32–trnL* применяли праймеры *rpl32F* (прямой) и *trnL UAG* (обратный) при температуре отжига 57 °С, для второго хлоропластного межгенного спейсера *trnL–trnF* – праймеры С и F при температуре от 0.3 до 65 °С по методу Дж. Шоу (Shaw et al., 2007). Очистка ПЦР-продукта для секвенирования выполнялась в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проводилось на автоматическом секвенаторе компании «Синтол». Дальнейшая обработка нуклеотидных последовательностей осуществлялась в программах BioEdit v. 7.0.5.3. (Hall, 1999) и TCS 1.21 (Clement et al., 2000). Полученные сведения были размещены в базе данных ГенБанк (NCBI).

Результаты и обсуждение

В ходе работы нами был установлен факт идентичности ядерного участка ITS1–2 для всех изученных особей, однако в хлоропластных участках отмечались небольшие различия. В межгенных спейсерах *rpl32–trnL* и *trnL–trnF* обнаружены

нуклеотидные замены и делеция (Рис. 2А, В). Сибирские образцы различаются только наличием делеции в участке *rpl32–trnL*. На Дальнем Востоке полиморфизм был характерен лишь для популяции *E. canadensis* из Дальнереченска. Особи, собранные в Европейской России, также обладают полиморфизмом: например, по строению участка *trnL–trnF* выделяется образец ЕТ1 из Владимирской области (Рис. 2В). Однако отмеченные различия в строении хлоропластных участков некоторых образцов не были связаны с их принадлежностью к какому-либо региону, а иногда и к конкретной популяции. Так, отличия свойственны принадлежащим к одной популяции образцам ЕТ 6а и ЕТ 6b, собранным в полосе отчуждения в г. Галич еКо-стромской области, а также образцам ЕТ2а и ЕТ2b из популяции, произрастающей в районе вокзала в г. Ростове (станция Ростов-Ярославский) между путями на железнодорожном полотне (Рис. 2). Это означает, что *E. canadensis* подвергся микроэволюционным изменениям во вторичном ареале – по крайней мере, в его российской части.

После обработки данных по строению обоих хлоропластных участков ДНК в программе TCS 1.21 все особи были разделены на три гаплотипа (Рис. 3). В первый гаплотип вошел образец ЕТ1 из Владимирской области (платформа Боголюбово), во второй – один из образцов, полученных в Ярославской области (ЕТ2а, станция Ростов-Ярославский), а в третий – остальные 23 образца



Рис. 1. Точки сбора образцов *Erigeron canadensis* на Транссибирской магистрали.

Табл. 1. Образцы *Erigeron sajanensis*, использованные для молекулярно-генетического анализа.

Регион	№ образца	ITS1–2	№ в Генбанке		№ гербарного образца	Точка сбора	Год сбора	
			trnL–trnT	trnL–trnF				
Европейская часть России	ET1	OL853467	OL913131	OM731595	MHA0166597	Владимирская обл., платформа Боголюбово	2020	
	ET2a	OL853468	OL913132	OM731596	MHA0166599	Ярославская обл., г. Ростов, у вокзала (станция Ростов-Ярославский)		
	ET2b	OL853469	OL913133	OM731597	–	Ярославская обл., г. Ростов		
	ET 3	OL853470	OL913134	OM731598	MHA0166598	Костромская обл., г. Кострома, платформа Малышково		
	ET4	OL853471	OL913135	OM731599	MHA0166603	Костромская обл., г. Кострома, платформа Малышково		
	ET5a	OL853472	OL913136	OM731600	MHA0166602	Костромская обл., г. Кострома, платформа Малышково		
	ET5b	OL853473	OL913137	OM731601	MHA0166601	Костромская обл., г. Кострома, платформа Малышково		
	ET6a	OL853474	OL913138	OM731602	MHA0166600	Костромская обл., г. Кострома, платформа Малышково		
	ET6b	OL853475	OL913139	OM731603	MHA0166604	Костромская обл., г. Галич		
	ET16a	OL853487	OL913151	OM731617	MHA0412853	Свердловская обл., г. Первоуральск		2021
	ET16b	OL853488	OL913152	OM731618	MHA0412855	Свердловская обл., г. Первоуральск		
	ET17	OL853489	OL913153	OM731619	MHA0412854	Свердловская обл., г. Екатеринбург		
Западная Сибирь	ET13	–	OM731592	OM731614	–	Тюменская обл., г. Тюмень, станция Войновка	2021	
	ET14a	–	OM731593	OM731615	–	Тюменская обл., г. Тюмень, станция Утяшево		
	ET14b	–	OM731594	OM731616	–	Тюменская обл., г. Тюмень, станция Утяшево		
Дальний Восток	ET7a	OL853476	OL913140	OM731604	MHA0333516	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Хабаровск-1	2021	
	ET7b	OL853478	OL913142	OM731605	–	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		
	ET8	OL853478	OL913142	OM731606	MHA0333514	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		
	ET9a	OL853479	OL913143	OM731607	MHA0333510	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		
	ET9b	OL853480	OL913144	OM731608	MHA0333509	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		
	ET9c	OL853481	OL913145	OM731609	MHA0333508	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		
	ET10	OL853482	OL913146	OM731610	–	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		
	ET11a	OL853483	OL913147	OM731611	MHA0333512	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		
	ET11b	OL853484	OL913148	OM731612	MHA0333511	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		
	ET12	OL853485	OL913149	OM731613	MHA0333513	Хабаровский край, г. Хабаровск, станция Локомотивное депо		

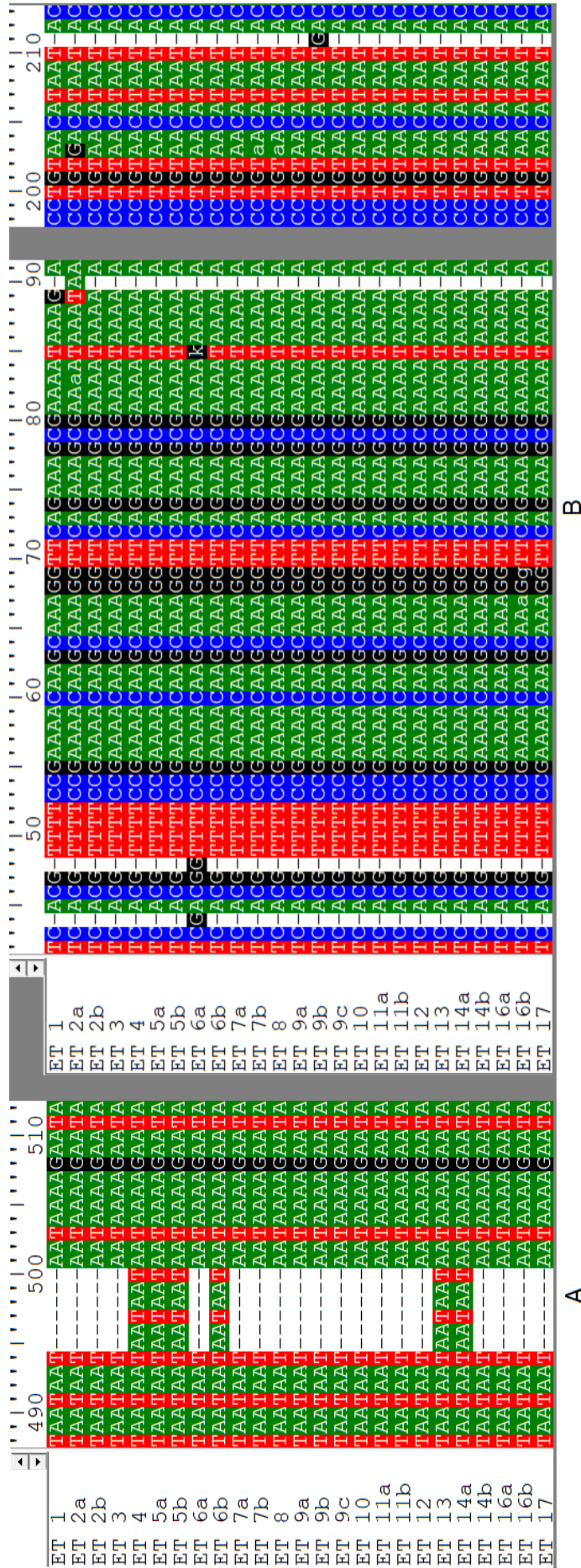


Рис. 2. Фрагмент выравнивания участков хлоропластной ДНК образцов *Eirgegon salabensis*, собранных вдоль Транссибирской магистрали: **A** – trnL-trnF, **B** – trnL-trnF.



Рис. 3. Сеть гаплотипов образцов *Erigeron canadensis* с разных участков Транссибирской магистрали. ET1 – образец из Владимирской обл., ET2a – из Ярославской обл.

с территории европейской части России, а также весь материал, собранный на Урале, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке. Эта сеть гаплотипов показывает, что, с одной стороны, полиморфизм популяций *E. canadensis* в Европейской России выше, чем в Сибири и на Дальнем Востоке, а с другой – позволяет утверждать, что выявленные внутрипопуляционные и межпопуляционные отличия в большинстве своем не являются существенными. Более высокий полиморфизм европейской популяции предположительно объясняется тем, что в европейской части России указанный вид появился значительно раньше, чем в сибирской и дальневосточных частях вторичного ареала, следовательно, данная популяция подверглась микроэволюционным изменениям сильнее.

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что *E. canadensis* продвигался по Транссибирской магистрали по направлению с запада на восток. Азиатские популяции этого инвазионного вида также подверглись влиянию микроэволюционных процессов, однако произошедшие изменения незначительны. Поскольку все дальневосточные и сибирские образцы отнесены в один гаплотип с большинством европейских образцов, наша гипотеза о железной дороге как основном векторе инвазии *E. canadensis* в отдаленные районы Сибири и Дальнего Востока подтверждается.

Заключение

Выделенные гаплотипы свидетельствуют о низкой степени полиморфизма исследуемых участков генома *Erigeron canadensis*, а результаты его успешной инвазии, вероятнее всего, обу-

словлены модификационной изменчивостью. Существующие различия гаплотипов в различных популяциях свидетельствуют о движении вида на восток вдоль Транссибирской магистрали. При этом точки формирования популяций, устойчивых к абиотическим факторам среды, выступают в качестве очагов инвазий.

Финансирование

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН № 122042600141-3 при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-54-26010 и Минобрнауки России в рамках Соглашения № 075-15-2021-1056 и в рамках договора № ЕП/29-10-21-4 между БИН РАН и ГБС, а также при поддержке Минобрнауки России ЦКП «Гербарий ГБС РАН», грант № 075-15-2021-678.

ORCID

М.А. Галкина [ID 0000-0002-3707-1473](https://orcid.org/0000-0002-3707-1473)
 В.Н. Зеленкова [ID 0000-0002-5191-7359](https://orcid.org/0000-0002-5191-7359)
 А.Ю. Курской [ID 0000-0002-8400-0694](https://orcid.org/0000-0002-8400-0694)
 М.Ю. Третьяков [ID 0000-0001-6789-8060](https://orcid.org/0000-0001-6789-8060)
 В.К. Тохтарь [ID 0000-0002-7417-4893](https://orcid.org/0000-0002-7417-4893)
 Ю.К. Виноградова [ID 0000-0003-3353-1230](https://orcid.org/0000-0003-3353-1230)

Список литературы

- Виноградова, Ю.К., 2012. Сравнительный анализ биоморфологических признаков инвазионных видов рода *Conyza* Less. *Бюллетень Главного ботанического сада* 3, 46–50.
- Виноградова, Ю.К., Тохтарь, В.К., Зеленкова, В.Н., Галкина, М.А., Курской, А.Ю., Третьяков, М.Ю., Стогова, А.В., 2020. Флора Транссибирской железнодорожной магистрали и ее сопряженность с характеристиками естественных биомов на территории Восточно-Европейской равнины. *Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология* 4 (60), 61–82.
- Галкина, М.А., Виноградова, Ю.К., 2011. Анализ биоморфологических признаков и конкурентоспособность двух инвазионных видов рода *Conyza* Less. *Бюллетень Главного ботанического сада* 197, 3–15.
- Галкина, М.А., Зеленкова, В.Н., Курской, А.Ю., Тохтарь, В.К., Pergl, J., Виноградова, Ю.К., 2021. Флора Уссурийского участка Транссибирской железнодорожной магистрали и ее сопряженность с характеристиками естественных биомов. *Вестник ТвГУ. Серия: Биология и экология* 3 (63), 70–91.

- Дгебуадзе, Ю.Ю., Петросян, В.Г., Хляп, Л.А., 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 688 с.
- Крицкая, Т.А., Кашин, А.С., Аникин, В.В., Нишкельпарг, М.И., 2019. Генетический полиморфизм в популяциях *Hieracium x robustum* (Asteraceae) как результат деятельности фитофага-галлообразователя *Aulacidea hieracii* (Hymenoptera: Cynipidae). *Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология* 19 (3), 357–363.
- Bellard, C., Genovesi, P., Jeshke, J.M., 2016. Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283 (1823), 20152454. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2454>
- Christen, D.C., Matlack, G.R., 2006. Do invasive plant species use roadsides as conduits, or just habitat? A demographic approach. *Conservation Biology* 20 (2), 385–391.
- Clement, M., Posada, D., Crandall, D.A., 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9 (10), 1657–1660.
- GT IBMA, 2017. *Erigeron canadensis*. Base d'information sur les invasions biologiques en milieux aquatiques. Интернет-ресурс. URL: www.gt-ibma.eu (дата обращения: 10.02.2022).
- Kashin, A.S., Kritskaya, T.A., Parkhomenko, A.S., Schanzer, I.A., 2019. Genetic polymorphism in *Chondrilla* (Asteraceae) in southern European Russia and the nature of *Chondrilla juncea* L. *Nordic Journal of Botany* 37 (11), 1–15.
- Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41, 95–98.
- Handbook of Alien Species in Europe, 2009. Springer Science, Dordrecht, Netherlands, 381 p.
- Hess, M.C.V., Mesléard, F., Buisson, E., 2019. Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering* 127, 48–57. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.11.011>
- NCBI. Nucleotide, 2022. Интернет-ресурс. URL: www.ncbi.nlm.nih.gov/nucscore (дата обращения: 15.02.2022).
- Olmstead, R.G., 2006. Are invasive plants an inevitable consequence of evolution? *American Journal of Botany* 93 (8), 1236–1239.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E., Small, R.L., 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94 (3), 275–288.
- Van Dijk, P., Op den Camp, R., Schauer, S.E., 2020. Genetic dissection of apomixis in dandelions identifies a dominant parthenogenesis locus and highlights the complexity of autonomous endosperm formation. *Genes* 11 (9), 961–980.
- Vinogradova, Yu., Pergl, J., Essl, F., Hejda, M., van Kleunen, M., Pyšek, P., 2018. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories. *Biological Invasions* 20, 1931–1943.
- Wagner, V., Večeřa, M., Jiménez-Alfaro, B., Pergl, J., Lenoir, J. et al., 2021. Alien plant invasion hotspots and invasion debt in European woodlands. *Journal of Vegetation Science* 32 (2), e13014. <https://doi.org/10.1111/jvs.13014>

Article

Polymorphism of alien *Erigeron canadensis* L. (Asteraceae) along the Trans-Siberian Railway

Maria A. Galkina^{1*} , Viktoria N. Zelenkova² ,
Andrey Yu. Kurskoy² , Mikhail Yu. Tretyakov² ,
Valeriy K. Tokhtar² , Yulia K. Vinogradova¹ 

¹ N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia

² Belgorod State University, ul. Pobedy 85, Belgorod, 308015 Russia

*mawa.galkina@gmail.com

Abstract. Transport corridors serve as one of the main vectors of plant invasion over long distances. The Trans-Siberian Railway, connecting two parts of the world with a different set of native species, is a unique research object for analyzing the distribution of alien plants on a global scale. The invasive species of North American origin, *Erigeron canadensis* L., found throughout the Trans-Siberian Railway has been set as a model object. This species grows directly on the railway track and on the adjacent slopes, therefore, its spreading is likely along the transport corridor, but not repeatedly from settlements located nearby the railway. All plants have been divided into three haplotypes in accordance to the structure of chloroplast DNA sites (rpl32–trnL and trnL–trnF). The first two haplotypes are represented in the samples from European Russia, the third one includes all samples from the Urals, Western Siberia, the Far East, and all the rest of material collected in European part of Russia. These data confirm our hypothesis about the leading role of the Trans-Siberian Railway in the distribution of *E. canadensis* in Russia from west to east. However, the isolated haplotypes indicate a low degree of polymorphism of the studied genome regions of *E. canadensis*. Therefore, its successful invasion is mainly associated with modification variability.

Keywords: Canadian horseweed, railway flora, invasive species, populations, ITS1–2, rpl32–trnL, trnL–trnF, modification variability