

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТАКСОНОВ РОДА *VIDENS* L. И ПРОБЛЕМА ГИБРИДИЗАЦИИ

© 2013 Виноградова Ю.К.¹, Галкина М.А.¹, Майоров С.Р.²

¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276 Москва, Ботаническая, 4.
gbsad@mail.ru

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет,
119899 Москва, Ленинские горы, saxifraga@mail.ru

Поступила в редакцию 19.03.2013

Охарактеризован комплекс микровидов рода *Bidens*, относимых ранее к гибриду *B. × garumnae*. Дочерние особи не наследуют «распластанную» форму роста и цельные листья, которые характерны для материнских растений, но каждый из образцов единообразен и имеет свой набор морфобиологических характеристик. В изученном локалитете, по всей вероятности, произрастает лишь один гибрид – *B. radiata × B. frondosa*, доказательств гибридного происхождения других образцов не найдено. Предложено провести молекулярно-генетический анализ растений, относимых ранее к *Bidens × garumnae*, и описать их в дальнейшем в качестве самостоятельных микровидов или внутривидовых таксонов.

Ключевые слова: *Bidens*, микровиды, изменчивость, гибридизация.

Введение

Одна из гипотез, пытающихся объяснить успех инвазионных видов, основана на том факте, что чужеродные растения нередко образуют гибриды с аборигенными, в результате чего возникает новый вид, способный к дальнейшей экспансии, а иногда и к вытеснению родительских видов. По данным программы DAISIE, 41 заносный вид внеевропейского происхождения (2% видов, чуждых Европе), является продуктом спонтанной гибридизации с вовлечением одного или обоих чужеродных родителей [Lambdon et al., 2008]. Во флоре Чехии [Pyšek et al., 2012], например, гибриды составляют 14% общего числа чужеродных видов.

Самый известный пример подобной микроэволюции инвазионного вида относится к североамериканскому злаку *Spartina alterniflora*, который при скрещивании с европейским *S. maritima* образовал в 1890-х гг. на североатлантическом побережье Европы аллотетраплоидный гибрид *S. × anglica*. Этот таксон, способный расти в более широком

диапазоне условий, стал почти космополитом, захватив колоссальные пространства на побережье Англии, Франции, Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии [Guénégon, Lévasseur, 1993]. В Германии при гибридизации заносной *Rorippa austriaca* с аборигенной *R. sylvestris* образовался комплекс гибридных форм с уровнями плоидности 3x – 5x, размножающихся половым путём и распространяющихся в регионах, где родительские виды не встречаются [Bleeker, 2003].

Из видов, входящих в инвазионный компонент флоры Средней России, гибридными являются *Reynoutria × bohémica* = *R. japonica × R. sachalinensis*, *Symphytum × uplandicum* = *S. officinale × S. asperum* и, по-видимому, *Amelanchier spicata* = *A. canadensis × A. ovalis* [Виноградова и др., 2010].

В последнее время по территории России активно распространяется однолетний североамериканский вид *Bidens frondosa* L., вытесняя аборигенных представителей рода *Bidens* L. (в средней полосе – *B. tripartita* L., южнее –

B. cernua L.). В естественном ареале благодаря широкому ареалу и экологической пластичности *B. frondosa* представляет собой полиморфный вид, внутри которого описаны более пяти разновидностей. Биотип, ставший впоследствии в Европе инвазионным, впервые отмечен в 1896 г. в Германии, в 1950-х гг. он появился на территории европейской части России [Виноградова и др., 2010].

Сведения о гибридогенной активности *B. frondosa* довольно противоречивы. Гибрид этого вида с местной *B. tripartita* L. – *B. × garumnae* Jean. et Debr. – был отмечен во Франции в окрестностях г. Сомюр – департамент Мэн и Луара [Debray, 1942]. С тех пор в Европе этот гибрид упоминался лишь трижды на основе работ М. Дебрея [Debray, Thonet, 1958]; в обобщающих базах данных новых сведений об этой череде нет [Muséum..., 2013]. Таксономический статус *B. × garumnae* до сих пор остаётся неопределённым [Hegi, 1975; Filoche et al., 2011]. В гербарии Национального музея естественной истории (P) нам не удалось найти ни типовых материалов этого таксона, ни гербарных образцов с таким определением.

В бассейне Верхней Волги В.Г. Папченков обнаружил растения, которые, по его мнению, имеют промежуточные признаки между *B. frondosa* и *B. tripartita* и для которых им предложено название *B. × garumnae*. На основе многолетних наблюдений он отмечает высокую гибридогенную активность *B. frondosa*, а также значительную конкурентоспособность гибридов, что позволяет *B. × garumnae* постепенно вытеснять *B. tripartita* из естественных фитоценозов в бассейне Волги. Им же в водохранилищах Волги найдены и другие гибриды: *B. frondosa* × *B. radiata* Thuill., *B. cernua* L. × *B. frondosa* и возвратный гибрид *B. frondosa* × *B. garumnae* [Васильева, Папченков, 2007; 2011]. Вслед за В.Г. Папченковым в бассейне Волги гибриды череды стали находить и другие ботаники [Петушкова и др., 2009; Соловьева, 2009].

Однако наличие у *B. frondosa* агамоспермии (тогда как нормальное оплодотворение происходит лишь в редких случаях) и существенная разница в фенологии этих видов – *B. frondosa* зацветает в среднем на 3 недели позже *B. tripartita*, вызывают существенные трудности для процесса гибридизации [Crowe, Parker, 1981; Виноградова и др., 2010]. Большинство исследователей не отмечали гибридов *B. frondosa*. Например, в окрестностях Киева найдено всего несколько экземпляров гибридогенного происхождения на несколько тысяч особей череды, при этом признаки, характерные для *B. garumnae*, практически укладывались в амплитуду модификационной изменчивости аналогичных признаков для *B. frondosa* [Мосякин, 1988].

В сентябре 2010 г. в Ярославской обл. (г. Мышкин) на песчаном берегу р. Волга в разреженной рудеральной растительности при любезном содействии В.Г. Папченкова мы собрали семена с 7 растений из рода *Bidens*, описанных в его работах как гибриды, возвратные гибриды или «восстановленные» после гибридизации таксоны. В задачи настоящей работы входило: 1) установить различия между потомством этих растений, 2) определить, наследуемы ли те или иные признаки и 3) найти доказательства (или их отсутствие) гибридогенного происхождения данных таксонов.

Методика

Изучали 7 образцов, каждый образец – семянки, собранные с одной особи, принадлежность которой к тому или иному таксону определял В.Г. Папченков. Образец 1 – «восстановленная» *B. frondosa* (*B. frondosa* × *B. garumnae*, который скрещивался с *B. frondosa* ещё не менее 4 раз), образец 1а – «настоящая» *B. frondosa*, образец 2 – *B. radiata* × *B. frondosa* и образцы 3–6 – *B. × garumnae*. У каждого образца определяли длину и ширину семянков, а также длину остей. Если семянки имели только 2 ости, измеряли наиболее

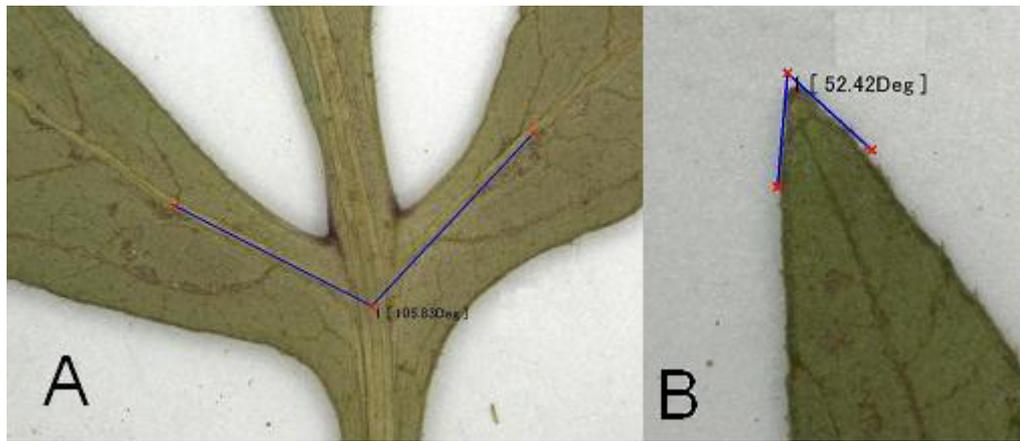


Рис. 1. А – угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа. В – угол, образованный краями верхушки листовой пластинки.

длинную, хотя обычно ости по длине равны. Изучали также степень опушённости семян, наличие бородавочек и пр. Объём выборки составлял 25 семян для каждого образца.

Через 2 недели после сбора, 24 октября 2010 г., семена высели в однородные условия на экспериментальном участке в д. Носоново (Московская обл., окр. г. Звенигород). В течение следующего вегетационного сезона определяли темпы и продолжительность периода роста, фенологический ритм развития и морфометрические параметры растений в различных фазах онтогенеза:

- всходы (до появления первой пары настоящих листьев);
- ювенильные особи (до сохранения семядолей);
- иматурные особи (растения без семядолей, обычно образуют боковые побеги);
- генеративные особи (стадии бутонизации, цветения, плодоношения, семеношения).

У ювенильных и генеративных особей форму листа определяли путём измерения угла, образованного главными жилками нижних долей листа, а форму окончания листовой пластинки – путём измерения угла, образованного краями верхней доли листа (рис. 1).

В стадии начала семеношения все растения выкопали с целью предотвращения дальнейшего расселения и провели сравнительный анализ семян

родительских и дочерних образцов (объём выборки 25 семян). Поскольку одним из важных отличительных признаков является опушение плодов, поверхность семян детально изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа LEO 1430 VP (Германия). Материал просматривали в режиме высокого вакуума при ускоряющем напряжении в 20 kV и рабочем расстоянии 9 мм. В процессе работы использовалась воздушная сушка препаратов, далее образцы наклеивались на медные пластины и напылялись золотом методом катодного напыления в среде аргона. В связи с проведением воздушной сушки фиксацию материала не проводили, что обеспечило максимальное сохранение нативной структуры исследованных объектов.

Результаты

Семянки. Степень опушения плодов определяли по числу волосков в поле зрения микроскопа размером 100x100 мкм. Самыми опушёнными оказались семянки образца 1 – 0.62 волоска (табл. 1). Выявлено два типа волосков (рис. 3): дуплексные двухклеточные волоски, состоящие из длинной и короткой клетки (образец 1) и многоклеточные однорядные волоски (все остальные образцы). Семянки с очень малым числом волосков в поле зрения микроскопа (меньше 0.05) мы условно считаем голыми.



Рис. 2. Изменчивость семянок образцов *Bidens* (А – группа 1, В – группа 2, С – группа 3, D – группа 4).

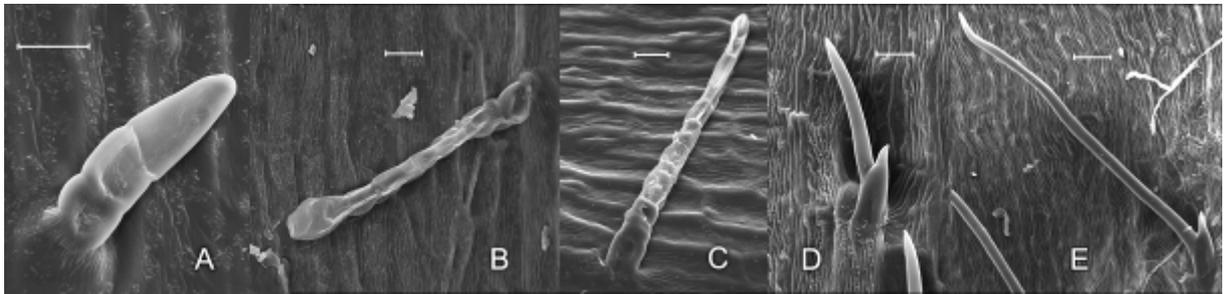


Рис. 3. Строение волосков у образцов рода *Bidens*. А, В, С – многоклеточные; D, E – дуплексные. Размер масштабной линейки на всех фотографиях – 20 мкм.

Семянки у родительских растений, собранных в г. Мышкин, разделились на 4 группы (рис. 2).

1 группа (образец 1) имеет семянки, опушённые дуплексными волосками, с бородавочками, только с 2 остями.

2 группа (образцы 2 и 5) имеет голые или слабо опушённые многоклеточными волосками семянки, с бородавочками, только с 2 остями. Образцы, однако, различаются по форме семянки: у образца 2 отношение длины семянки к её ширине – 2, а у образца 5 – 2.6.

3 группа (образец 3) имеет практически голые семянки без бородавочек. Семянки наиболее округлые. Только в этом образце имеется больше семянок с 3 остями, чем с 2 остями – 56%, а также наиболее длинная средняя ость.

4 группа (образцы 4 и 6) имеет голые или слабо опушённые многоклеточными волосками семянки без боро-

давочек, с 2, реже с 3 остями. У образца 4 процент семянок с 3 остями заметно выше, чем у образца 6 (табл. 1).

Признаки семянок полностью наследуются: дочерние особи имели точно такие же признаки, что и родительские. У образца 3 дочерние особи также сформировали более половины семянок с 3 остями (54%). Различия между дочерними и родительскими сеянками несущественны: у образца 4 снизилась доля семянок с 3 остями (с 28 до 4%), а у образцов 3–5 боковые ости у семянок дочерних особей более длинные, чем у семянок родительских особей.

Всходы появились одновременно. В первую очередь (01.05.2011) – у образцов 1, 2 и 4, а через неделю – у образцов 3, 5 и 6. Семядоли различаются по форме и окраске (рис. 4). У образца 1 серо-зелёные, без выемки на верхушке, линейные (длина 15–24 мм; отношение

Таблица 1. Некоторые параметры образцов рода *Bidens* на разных стадиях развития

Номер образца	1	2	3	4	5	6	
С е м я н к и							
Длина семянки (l), мм	$\frac{6.2 \pm 0.1}{5.0-6.9}$	$\frac{5.5 \pm 0.1}{5.1-6.2}$	$\frac{5.3 \pm 0.1}{4.2-6.6}$	$\frac{5.5 \pm 0.1}{4.9-7.4}$	$\frac{6.9 \pm 0.1}{6.0-8.3}$	$\frac{5.7 \pm 0.1}{4.9-7.1}$	
Ширина семянки (d), мм	$\frac{2.5 \pm 0.1}{2.1-2.7}$	$\frac{2.7 \pm 0.1}{1.8-2.5}$	$\frac{2.8 \pm 0.1}{2.4-3.3}$	$\frac{2.7 \pm 0.1}{2.3-3.1}$	$\frac{2.7 \pm 0.0}{2.4-3.0}$	$\frac{2.5 \pm 0.1}{1.7-2.9}$	
l/d	2.5	2.0	1.9	2.0	2.6	2.3	
Длина боковой оси, мм	$\frac{2.6 \pm 0.1}{1.7-3.2}$	$\frac{2.7 \pm 0.1}{2.0-3.3}$	$\frac{2.8 \pm 0.1}{1.8-3.4}$	$\frac{2.5 \pm 0.0}{2.0-3.2}$	$\frac{2.7 \pm 0.0}{2.1-3.2}$	$\frac{2.3 \pm 0.0}{1.7-2.9}$	
Число волосков в поле зрения 100x100 мкм, шт.	0.62	0.01	0.03	0.05	0.21	0.19	
Длина волоска, мкм	Длинная клетка	$\frac{247 \pm 15}{158-405}$	$\frac{135 \pm 20}{112-176}$	$\frac{164 \pm 15}{131-219}$	$\frac{187 \pm 10}{111-279}$	$\frac{162 \pm 25}{105-207}$	$\frac{126 \pm 8}{96-156}$
	Короткая клетка	$\frac{72 \pm 5}{42-121}$					
В с х о д ы							
Длина семядоли (l), мм	$\frac{20.9 \pm 1.6}{15.0-24.0}$	$\frac{11.8 \pm 0.7}{8.1-15.3}$	$\frac{11.4 \pm 0.8}{9.4-15.7}$	$\frac{13.1 \pm 0.4}{11.3-16.5}$	$\frac{13.5 \pm 0.4}{12.1-14.9}$	$\frac{14.3 \pm 0.4}{12.6-16.1}$	
Ширина семядоли (d), мм	$\frac{2.9 \pm 0.2}{2.0-3.5}$	$\frac{2.7 \pm 0.1}{2.0-3.5}$	$\frac{3.3 \pm 0.2}{2.8-4.4}$	$\frac{3.4 \pm 0.1}{2.8-4.1}$	$\frac{3.5 \pm 0.2}{3.0-4.0}$	$\frac{3.5 \pm 0.2}{2.8-4.5}$	
l/d	7.2	4.4	3.5	3.9	3.9	4.1	
Ю в е н и л ь н ы е р а с т е н и я							
Высота при 1–2-х парах листьев, см	$\frac{5.2 \pm 0.7}{4.0-6.0}$	$\frac{2.4 \pm 0.3}{1.4-3.4}$	$\frac{1.3 \pm 0.5}{1.0-3.3}$	$\frac{4.0 \pm 0.4}{2.0-5.0}$	$\frac{3.4 \pm 0.4}{2.2-3.9}$	$\frac{2.5 \pm 0.3}{1.7-3.7}$	
Длина первого настоящего листа, см	$\frac{4.0 \pm 0.6}{1.3-6.1}$	$\frac{2.7 \pm 0.3}{1.7-3.7}$	$\frac{3.0 \pm 0.2}{2.3-4.3}$	$\frac{2.7 \pm 0.2}{1.4-3.6}$	$\frac{2.5 \pm 0.2}{1.7-3.2}$	$\frac{2.9 \pm 0.1}{1.9-3.8}$	
Ширина первого настоящего листа, см	$\frac{0.8 \pm 0.1}{0.3-1.2}$	$\frac{0.6 \pm 0.1}{0.3-1.0}$	$\frac{0.7 \pm 0.1}{0.4-1.1}$	$\frac{0.7 \pm 0.1}{0.3-1.0}$	$\frac{0.6 \pm 0.1}{0.3-0.7}$	$\frac{0.7 \pm 0.0}{0.4-0.9}$	
Угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа, градусы	68±10	84±10	72±13	100±4	71±8	80±12	
Угол, образованный краями верхней доли листа, градусы	48±4	87±2	86±3	95±2	83±5	72±11	
Г е н е р а т и в н ы е р а с т е н и я							
Высота, см	$\frac{88.2 \pm 4.0}{47-120}$	$\frac{22.6 \pm 2.3}{7-43}$	$\frac{51.7 \pm 2.0}{26-65}$	$\frac{34.4 \pm 1.3}{14-56}$	$\frac{24.2 \pm 1.3}{10-35}$	$\frac{36.4 \pm 2.3}{13-65}$	
Число междоузлий, шт.	7–12	3–8	6–10	6–9	4–8	4–8	
Число боковых побегов, шт.	4–22	0–15	4–15	0–19	4–16	2–18	
Длина листа (l) срединной формации, см	$\frac{9.3 \pm 0.4}{7.7-10.5}$	$\frac{4.9 \pm 0.2}{4.3-5.5}$	$\frac{7.0 \pm 0.8}{4.3-8.9}$	$\frac{6.3 \pm 0.4}{5.2-7.7}$	$\frac{5.6 \pm 0.1}{5.2-5.8}$	$\frac{6.0 \pm 0.4}{4.6-7.0}$	
Ширина верхней доли листа (d) срединной формации, см	$\frac{2.3 \pm 0.1}{2-2.5}$	$\frac{0.6 \pm 0.0}{0.5-0.7}$	$\frac{1.1 \pm 0.1}{0.8-1.4}$	$\frac{1.2 \pm 0.1}{0.9-1.5}$	$\frac{0.8 \pm 0.0}{0.7-0.9}$	$\frac{1.0 \pm 0.1}{0.9-1.3}$	
Угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа, градусы	120±4	109±5	109±11	119±11	137±18	117±9	
Угол, образованный краями верхней доли листа, градусы	44±3	57±6	44±2	71±3	59±13	47±3	
Число корзинок, шт.	$\frac{60.0 \pm 13.7}{7-267}$	$\frac{6.1 \pm 1.7}{1-28}$	$\frac{30.0 \pm 3.5}{6-72}$	$\frac{13.1 \pm 1.1}{2-33}$	$\frac{13.5 \pm 4.2}{6-33}$	$\frac{24.0 \pm 3.6}{3-84}$	
Длина верхушечной корзинки (l), мм	$\frac{12.5 \pm 0.5}{12-13}$	$\frac{7.0 \pm 0.3}{7-8}$	$\frac{8.3 \pm 0.9}{7.2-10}$	$\frac{8.4 \pm 0.5}{7-10}$	$\frac{7.9 \pm 0.3}{7.1-8.3}$	$\frac{7.9 \pm 0.6}{5.8-10}$	
Ширина верхушечной корзинки (d), мм	$\frac{11.0 \pm 1.0}{9-13}$	$\frac{11.0 \pm 1.0}{9-13}$	$\frac{17.4 \pm 0.8}{14.9-20}$	$\frac{16.0 \pm 1.3}{12-21}$	$\frac{10.2 \pm 1.4}{6.9-13.8}$	$\frac{14.1 \pm 1.4}{10.4-20}$	
l/d	1.1	0.6	0.5	0.5	0.8	0.6	
Длина листочков 1-го круга внутренней обёртки, мм	$\frac{9.0 \pm 1.0}{8-10}$	$\frac{7.0 \pm 0.3}{6-8}$	$\frac{8.3 \pm 0.9}{7.2-10}$	$\frac{8.4 \pm 0.5}{7-10}$	$\frac{7.9 \pm 0.3}{7.1-8.3}$	$\frac{7.9 \pm 0.6}{5.8-10}$	
Длина листочков 2-го круга внутренней обёртки, мм	$\frac{9.0 \pm 1.0}{8-10}$	$\frac{12.5 \pm 0.2}{12-13}$	$\frac{16.3 \pm 0.4}{15.1-17}$	$\frac{14.0 \pm 0.5}{13-16}$	$\frac{19.0 \pm 1.3}{16-22}$	$\frac{17.6 \pm 1.7}{14-25}$	
Длина листочков наружной обёртки, мм	$\frac{32.8 \pm 1.1}{30-34}$	$\frac{15.3 \pm 1.8}{12-20}$	$\frac{16.6 \pm 2.3}{13-25}$	$\frac{21.3 \pm 1.9}{15-30}$	$\frac{20.8 \pm 2.7}{13-27}$	$\frac{21.0 \pm 1.9}{15-28}$	

Ширина листочков наружной обёртки, мм	6.7 ± 0.7 6–8	2.5 ± 0.3 2–3	3.2 ± 0.5 2–5	3.5 ± 0.3 3–5	3.6 ± 0.8 2–6	5.2 ± 0.6 4–7
Отношение длины листочков наружной обёртки к ширине	4.9	6.1	5.2	6.1	5.8	4.0

длины к ширине 7.2), у образца 2 ярко-зелёные, с выемкой на верхушке, узколанцетные (длина 8–15 мм; отношение длины к ширине 4.4), у остальных образцов ярко-зелёные, без выемки на верхушке, ланцетные (длина 9–16 мм; отношение длины к ширине 3.5–4.1), Первая пара настоящих листьев появилась через две недели после прорастания семян.

Ювенильные растения делятся на группы по форме листовой пластинки и характеру опушения (рис. 5). У образца 1 лист состоит из трёх цельных продолговато-яйцевидных долей практически равного размера: верхняя доля лишь немного крупнее остальных. Доли настолько выражены, что их главные жил-

ки у основания практически не окружены листовой пластинкой и представляют собой подобие черешка, а лист выглядит не трёхраздельным, а тройчато-сложным. Верхушка листа заострённая (угол 48°). Стебель голый, нижняя сторона листовой пластинки опушена по жилкам.

У остальных образцов листовая пластинка рассечена на 3–5 долей, причём верхняя доля значительно крупнее остальных. Верхушка листа острая (угол равен $72\text{--}95^\circ$). Далее среди этих образцов можно выделить три группы по степени опушения. Образцы 3, 4 и 5 имеют опушённый стебель и нижнюю сторону листовой пластинки. У образца 2 нижняя сторона листовой пластинки



Рис. 4. Форма семядолей у образцов рода *Bidens* № 1–3.

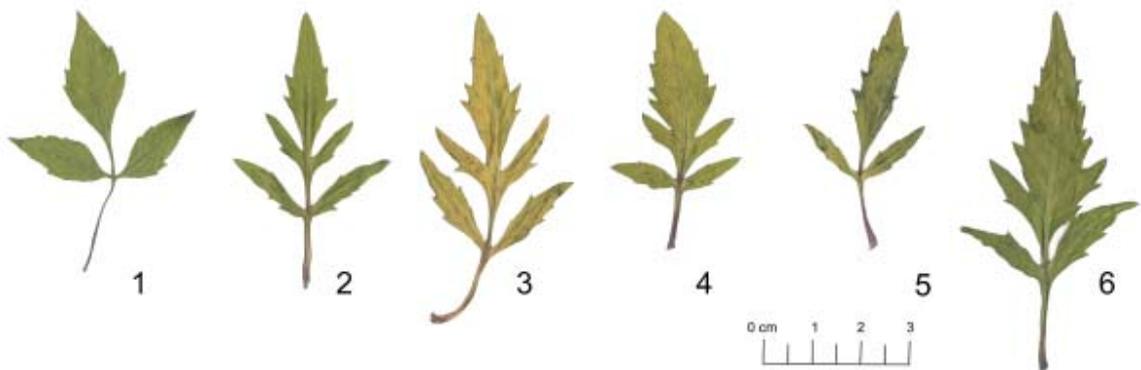


Рис. 5. Второй настоящий лист ювенильных растений разных образцов *Bidens*.

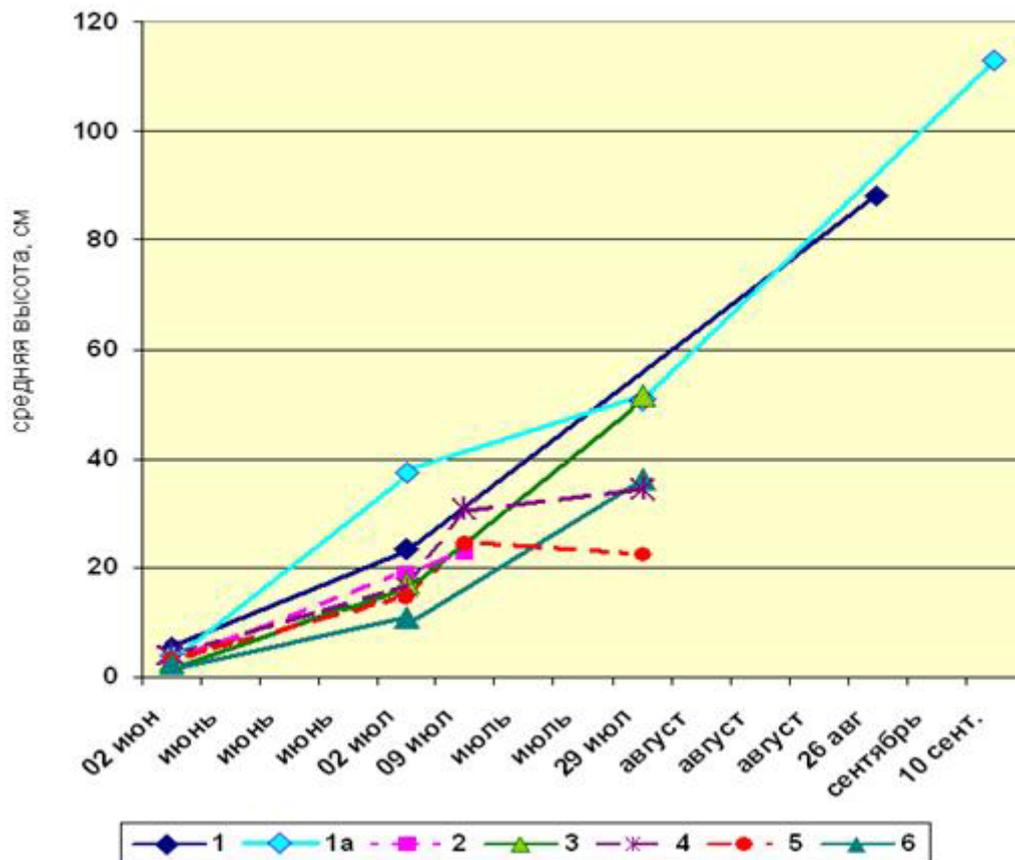


Рис. 6. Ход роста исследуемых образцов растений рода *Bidens*.

покрыта редкими короткими шипиками с широким основанием (средняя длина шипика 130.5 ± 18.1 ; диаметр основания 55.5 ± 8.1 мкм). Образец 6 имеет голые стебель и нижнюю поверхность листовой пластинки без каких-либо волосков или шипиков.

Имматурные растения различаются по темпам роста (рис. 6). Наиболее быстрым темпом и продолжительным периодом роста отличается образец 1: растения интенсивно росли до конца августа, и их средняя высота достигла к этому времени 0.9 м, а число междуузлий 7–12. Наиболее коротким периодом роста отличался образец 2: растения прекратили расти к началу июля (на 2 месяца раньше, чем образец 1), и их средняя высота не превышала к этому времени 0.2 м, а число междуузлий 3–8. Самый низкий темп роста наблюдался у образца 5: хотя период роста был более длительным, средняя высота растений

также не превышала 0.2 м, а число междуузлий 4–8. Образцы 3, 4 и 6 росли до конца июля; их средняя высота к этому времени составляла 0.3–0.5 м, а число междуузлий 4–10.

Генеративные растения демонстрируют различия по феноритмотипам (рис. 7). Раньше всех в генеративный период развития вступил образец 2: бутоны образовались в первой декаде июня – на 2 недели раньше образцов 4 и 5, на 3 недели раньше, чем образцы 3 и 6 и на полтора месяца раньше, чем образец 1. Аналогичное опережение отмечено и в отношении последующих фаз развития. Так, зрелые семена у образца 2 сформировались на 2 недели раньше, чем у образцов 3–6 и на 5 недель раньше, чем у образца 1.

Число корзинок на одном растении – наиболее варибельный из изученных нами признаков ($CV=57-127\%$). Наибольшее число корзинок отмечено

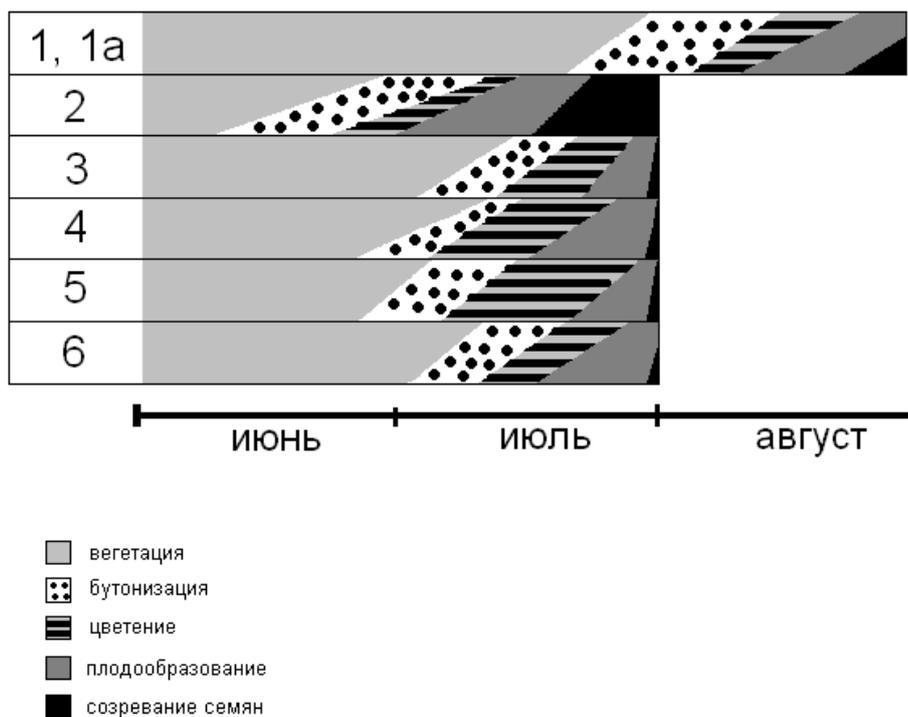


Рис.7. Фенологические спектры различных образцов рода *Bidens*.

у образца 1 (в среднем 60 шт./особь), наименьшее – у образца 2 (6 шт./особь). Образцы 3–6 формируют в среднем 13–30 корзинок/1 особь. Следует вновь отметить, что растения вырывали в то время, когда у них созревали семена ещё только лишь в верхушечной корзинке, так что в природе растения могут формировать и большее число соцветий.

У всех образцов листочки первого внутреннего круга обёртки корзинки имели среднюю длину 7.0–8.4 мм. Листочки второго внутреннего круга обёртки более вариабельны: средняя длина от 9 до 19 мм. Листочки внешнего круга обёртки могут превышать корзинку в 2.1 раза (образцы 2 и 3), в 2.6 раз (образцы 4–6) и в 2.8 раз (образец 1). Отмечены корзинки яйцевидной и узкояйцевидной формы. Узкояйцевидные корзинки (отношение длины к ширине 0.8–1.1) отмечены у образцов 1 и 5, остальные образцы имели яйцевидные корзинки (отношение длины к ширине корзинки 0.5–0.6).

Морфометрические параметры изученных образцов на разных стадиях развития суммированы в таблице 1. Согласно критерию Стьюдента, образец

1 достоверно отличается от образцов 2–6 по 13–16 количественным признакам; образец 2 достоверно отличается от образца 4 по 16 количественным признакам, остальные образцы достоверно различаются между собой по 6–9 количественным признакам (табл. 2).

Обсуждение

Сравнительный анализ растений 6 образцов на разных стадиях развития позволил дать им следующую характеристику:

Образец 1. Семянки только двухостные, обильно опушённые дуплексными волосками, покрыты бородавочками. Семядоли линейные, серозелёные, без выемки на верхушке. Лист состоит из трёх цельных долей практически равного размера. Главные жилки у основания долей практически лишены листовой пластинки и представляют подобие черешка, так что лист выглядит тройчатосложным. Верхушка листа заострённая. Стебель голый, нижняя сторона листа опушена только по жилкам. Растения вступают в генеративный период развития через 11 недель после прорастания семян. Средняя высота

Таблица 2. Критерий Стьюдента количественных признаков, обобщённых в таблице 1 (≥ 2.0), по которому сравниваемые пары достоверно различаются

Количественные признаки	Сравниваемые пары														
	1/2	1/3	1/4	1/5	1/6	2/3	2/4	2/5	2/6	3/4	3/5	3/6	4/5	4/6	5/6
Семянки	Длина семянки	5.0	6.4	5.0	6.4	3.6		10.0			11.4	2.9	10.0		8.6
	Ширина семянки		2.1		2.0							2.1			2.0
	Длина боковой ости					3.0			4.0	3.0		5.0	10.0	10.0	20.0
	Длина волоска	Дуплексные волоски													
Всходы	Длина семядоли	5.2	5.3	4.7	4.5	4.0		2.1	3.1		2.4	3.3		2.1	
	Ширина семядоли			2.3	2.1	2.1	2.7	5.0	3.6						
Ювенильные растения	Высота особи		4.5		2.2	3.6		3.2	5.6		4.2	3.3	2.1	2.5	3
	Длина листа														
	Ширина листа	2.0													
	Угол ниж.			3.0							2.1			3.3	
	Угол верх.	6.5	7.6	4.7	5.5	2.1		2.8			2.5			2.2	2.1
	Высота особи	14.3	8.2	12.8	15.2	11.2	9.5	4.5		4.3	7.3	11.5	5.0	5.5	
Генеративные растения	Длина листа	9.3	2.6	5.3	9.0	5.8	3.1	7.7	2.4						2.0
	Ширина листа	17.0	8.6	7.9	15.0	9.3	5.0	6.0	10.0	4.0	3.0		3.0		2.0
	Угол ниж.														
	Угол верх.			6.4			2.1	2.1			7.5				5.7
	Число корзинок	3.9	2.1	3.4	3.3	2.5	6.2	3.5		4.5					
	Длина верхушечной корзинки	9.5	4.1	5.8	7.9	5.9		2.4	2.1						
Дл. листочков 1-го круга внутр. обёртки	Ширина верх. корзинки		5.0	3.1			5.0	3.1				4.5	2.1		
	Дл. листочков 1-го круга внутр. обёртки						2.4	2.1							
	Дл. листочков 2-го круга внутр. обёртки	3.4	6.8	4.5	6.1	4.4	8.4	2.8	4.9						2.0
	Длина листочков наружной обёртки	8.3	6.4	5.2	4.1	5.4		2.3		2.2					
	Ширина листочков наружной обёртки	5.5	4.1	4.2	2.9			2.4		4.0			2.6		2.5

в конце вегетации наибольшая, число корзинок наибольшее. Корзинки узкояйцевидные, листочки внешнего круга обёртки почти втрое превышают корзинку.

К этой же группе относится образец 1а, посеянный семенами, взятыми из одной корзинки. Потомство состояло всего из 10 особей, имеющих значительно большую площадь питания, чем растения остальных образцов. В связи с этим растения в фазе созревания семян (10.09.2011) достигли высоты от 1.1 до 1.2 (1.1 ± 0.0) м, имели от 21 до 25 боковых побегов, на главном побеге было 11–12 (11.8 ± 0.3) междоузлий. Суммарная длина всех побегов составляла для одной особи от 10 до 15 (12.7 ± 1.2) м. На одной особи было от 349 до 898 корзинок, максимальное число корзинок на один побег – 67. В статистический анализ параметры этих растений не включали.

Образец 2. Семянки только двухостные, голые, с бородавочками. Семядоли ярко-зелёные узколанцетные ($l/d=2$), с выемкой на верхушке. Листья 3–5-рассечённые, верхняя доля значительно шире боковых, верхушка листа острая. Нижняя сторона листовой пластинки покрыта редкими короткими шипиками. Растения вступают в генеративный период развития через 5 недель после прорастания семян. Средняя высота в конце вегетации наименьшая, число корзинок наименьшее. Корзинки яйцевидные, листочки внешнего круга обёртки вдвое превышают корзинку.

Образец 3. Семянки без бородавочек, практически голые. 56% семян имели 3 ости. Семядоли ярко-зелёные, ланцетные, без выемки на верхушке. Листья 3–5-рассечённые, верхняя доля значительно шире боковых, верхушка листа острая. Стебель и нижняя сторона листа опушённые. Растения вступают в генеративный период развития через 8 недель после прорастания семян. Корзинки яйцевидные, листочки внешнего круга обёртки вдвое превышают корзинку.

Образец 4. Семянки практически голые, без бородавочек. Остей 2, реже 3. Семядоли ярко-зелёные, ланцетные, без выемки на верхушке. Листья 3–5-рассечённые. Стебель и нижняя сторона листа опушённые, верхушка листа закруглённая ($\text{угол}=95^\circ$). Растения вступают в генеративный период развития через 8 недель после прорастания семян. Корзинки яйцевидные, листочки внешнего круга обёртки превышают корзинку в 2.6 раза.

Образец 5. Семянки слабо опушённые многоклеточными волосками, с бородавочками. У родительского растения семяночки только двухостные, у дочерних растений отмечено 20% семянок с 3 остями. Семядоли ярко-зелёные, ланцетные ($l/d=2.6$), без выемки на верхушке. Листья 3–5-рассечённые. Стебель и нижняя сторона листа опушённые, верхушка листа острая. Растения вступают в генеративный период развития через 8 недель после прорастания семян. Корзинки узкояйцевидные (отношение длины к ширине 0.8). У этого образца отмечены наиболее длинные листочки второго внутреннего круга обёртки. Листочки внешнего круга обёртки превышают корзинку в 2.6 раза.

Образец 6. Семянки слабо опушённые многоклеточными волосками, без бородавочек. У родительского растения отмечено 4% семянок с 3 остями, правда, третья ость едва заметна; у дочерних растений семяночки только двухостные. Семянки этого образца обладают самыми короткими боковыми остями (2.3 ± 0.1 мм). Семядоли ярко-зелёные, ланцетные, без выемки на верхушке. Листья 3–5-рассечённые, верхняя доля в 2 раза крупнее боковых. Стебель и нижняя сторона листа голые, верхушка листа острая. Растения вступают в генеративный период развития через 8 недель после прорастания семян. Корзинки яйцевидные, листочки внешнего круга обёртки превышают корзинку в 2.6 раза.

Особо следует отметить, что дочерние особи, выросшие из семян растений, определённых В.Г. Папченковым как

× *B. garumnea*, обладали несколько иным обликом, чем материнские растения: они имели не распластанные, а прямостоячие побеги, и цельные листья у них отсутствовали. Так что, по-видимому, данные признаки являются модификационными и определяются либо периодическим затоплением в первые недели жизни, либо загрязнённой сточными водами речкой, впадающей в этом месте в Волгу, либо представляют собой осеннюю расу. Для проверки гипотезы об осенней расе в середине августа 2012 г. были высеяны семена родительских растений, но, к сожалению, всходов они не дали.

Отметим также, что эти дочерние особи имели семянки только с многоклеточными волосками, как и у *B. tripartita*; дуплексные волоски, характерные для второго предполагаемого родителя, не найдены. Между тем, у натурализующейся в настоящее время *B. connata*, рассматриваемой рядом авторов как гибрид, на сеянках имеются оба типа волосков – и много-

клеточные, и дуплексные [Рябченко и др., 2013].

Характеристика верхушки листовой пластинки по углу, образованному краями листовой пластинки, позволила нам перевести этот признак из разряда субъективных в объективные. Этот показатель у одной и той же особи изменяется в зависимости от положения листа на побеге. Наиболее существенные различия между образцами отмечены в ювенильной фазе развития.

Угол, образованный жилками нижних боковых долей листа, также варьирует в пределах одной особи: чем выше на побеге расположен лист, тем больше этот угол. Наиболее «разлапистые» листья у растений в ювенильной фазе развития отмечены для образца 4, у которых этот угол тупой (100°).

Мы провели кластерный анализ данных по исследованным образцам, учитывая признаки, перечисленные в таблицах 1 и 3. Кластерный анализ проводили в программе PAST 2.10 с использованием Евклидова расстояния.

Таблица 3. Качественные признаки образцов рода *Bidens*

Номер образца	1	2	3	4	5	6
Опушение семянков: 0 – нет, 1 – слабое, 2 – есть	2	0	0	0	1	1
Волоски: 0 – дуплексные, 1 – многоклеточные	0	1	1	1	1	1
Бородавочки на сеянках: 0 – нет, 1 – есть	1	1	0	0	1	0
Третья ость: 0 – нет, 1 – есть меньше, чем у 50%, 2 – есть больше, чем у 50%	0	0	2	1	0	1
Семядоли: 0 – линейные, 1 – узколанцетные, 2 – ланцетные	0	1	2	2	2	2
Семядоли: 0 – серо-зелёные, 1 – ярко-зелёные	0	1	1	1	1	1
Семядоли: 0 – с верхушкой без выемки, 1 – верхушка с выемкой	0	1	0	0	0	0
Листья: 0 – раздельные, 1 – рассечённые	0	1	1	1	1	1
Стебель: 0 – голый, 1 – опушённый	0	0	1	1	1	0
Нижняя сторона листа: 0 – голая, 1 – опушена по жилкам или есть шипики, 2 – опушённая	1	1	2	2	2	0
Вершина листа ювенильных растений: 0 – заострённая, 1 – острая, 2 – закруглённая	0	1	1	2	1	1
Угол, образованный главными жилками нижних боковых долей листа ювенильных растений: 0 – меньше 90°, 1 – больше 90°	0	0	0	1	0	0
Средняя высота растений в фазе цветения: 0 – 0.2 м; 1 – 0.3–0.5 м; 2 – 0.9 м	2	0	1	1	0	1
Среднее число корзинок/одно растение: 0 – 6; 1 – 13–30; 2 – 60	2	0	1	1	1	1
Корзинки: 0 – яйцевидные, 1 – узкояйцевидные	1	0	0	0	1	0
Листочки внешнего круга обёртки превышают корзинку: 0 – в 2.1 раза; 1 – в 2.6 раза; 2 – в 2.8 раза	2	0	0	1	1	1
Жизненный цикл: 0 – короткий (70 дней), 1 – средний (84 дня), 2 – длинный (112 дней)	2	0	1	1	1	1

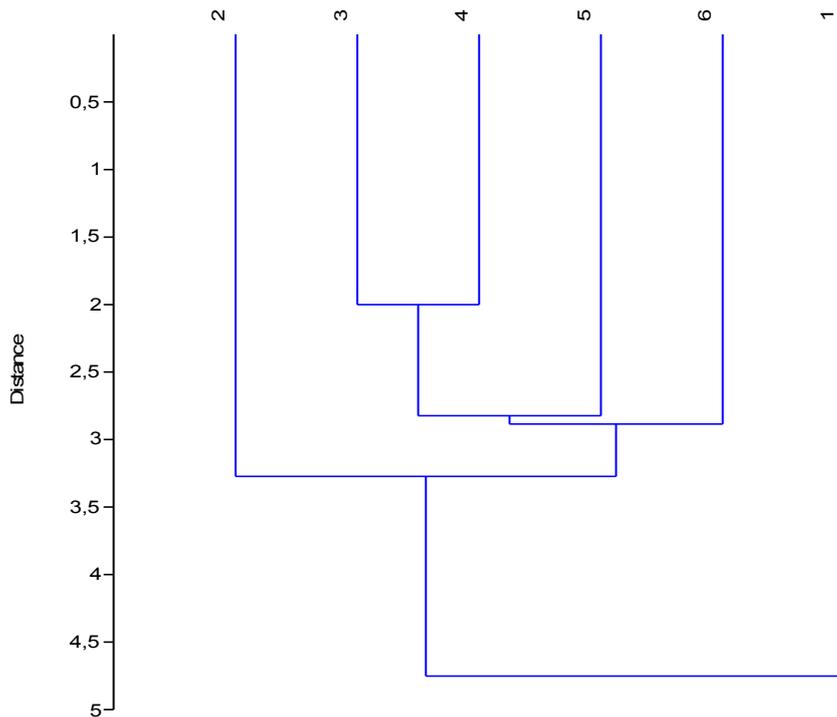


Рис. 8. Кластерный анализ морфологических признаков различных образцов *Bidens*.

По результатам проведённого анализа (рис. 8) четко выделяется образец 1, не только отличающийся от остальных групп по большинству морфологических признаков, но и обладающий наиболее длинным жизненным циклом.

Хорошо выделился и образец 2: он имеет узколанцетные семядоли с выемкой на вершине, наиболее высокий темп роста в сочетании с самым коротким периодом роста, опережает остальные образцы по ритму фенологического развития, формирует наименьшее число корзинок.

Материнские особи образцов 3–6 В.Г. Папченков относил к одному виду – *B. × garumnea*, однако между потомством четырёх материнских растений имеются довольно значительные расхождения по ряду признаков, причём все дочерние растения сильно отличаются от материнских. Наиболее близки друг к другу образцы 3 и 4, но и они имеют различия по количественным показателям. Образец 6 отделился от образцов 3–5 в связи с отсутствием

опушения побегов и нижней стороны листовой пластинки.

Образцы 1 и 1a однозначно определяются как *B. frondosa*. Никаких признаков *B. tripartita* и доказательств гибридного происхождения образца 1 мы не обнаружили. Образец 2, как и описывал В.Г. Папченков, скорее всего, является гибридом *B. radiata × B. frondosa*, по крайней мере, семена этого образца имеют явно выраженные бородавочки, как и *B. frondosa*. Образцы 3–6 нельзя однозначно определить как *B. × garumnea*, поскольку каждый из четырёх образцов чётко отличается от остальных по морфологическим признакам, которые, к тому же, явно наследуются. Несомненно, в этом локалитете интенсивно идёт процесс видообразования. Однако мы склонны отнести его к результатам не гибридных, а мутационных процессов. Так как растения рода *Bidens* размножаются путём агамоспермии, признаки растений в потомстве закрепляются с образованием морфологических рас, таксономический

ранг которых требует дальнейшего изучения и обсуждения. В связи с этим нам кажется оправданным описать изученные нами образцы в качестве новых таксонов (микровидов или, по крайней мере, форм). Авторство таксонов, несомненно, должно принадлежать В.Г. Папченкову, который первый выделил их в природных ценозах. Для дальнейшего решения этой проблемы следует привлечь данные молекулярно-генетического анализа, что мы и планируем сделать в будущем.

Выводы

Не все характеристики, по которым диагностировали *Bidens* × *garumnae*, наследуются. К модификационным признакам относятся, в частности, «распластанная» форма роста и цельные листья.

Потомство F₁ одного материнского растения единообразно и имеет свой специфический набор морфобиологических характеристик.

В изученном локалитете, по всей вероятности, произрастает лишь один гибрид – *B. radiata* × *B. frondosa*.

Поскольку доказательств гибридного происхождения других образцов не найдено, растения, относимые ранее к гибриду *Bidens* × *garumnae*, следует, по-видимому, рассматривать как комплекс микровидов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность В.Г. Папченкову, без помощи которого это исследование просто не было бы проведено.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 12-04-00965.

Литература

Васильева Н.В., Папченков В.Г. Распространение в бассейне Волги и биологические особенности *Bidens frondosa* L. // В сб.: Естественные и инвазийные процессы формирования водных и наземных экосистем. Тез. докл. междунаро-д. науч. конф. Ростов-на-Дону, 2007. С. 64–65.

Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский журн. биол. инвазий. 2011. №1. С. 15–22.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.

Мосякін С.Л. Рід *Bidens* у флорі УРСР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. №6. С. 63–64.

Петушкова Т.П., Дементьева С.М., Нотов А.А. Флора некоторых озёр Удомельского района Тверской области // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2009. Вып. 14. С. 167–173.

Соловьёва В.В. Адвентивная флора естественных и искусственных водоёмов Самарской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11. № 1(4). С. 611–616.

Рябченко А.С., Виноградова Ю.К., Коломейцева Г.Л., Галкина М.А. Применение методов сканирующей электронной микроскопии в исследованиях морфологии плодов и семян // Бюл. Гл. ботан. сада. 2013. Вып. 199. № 1. С. 73–80.

Bleeker W. Hybridization and *Rorippa austriaca* invasion in Germany // Mol. Ecol. 2003. Vol. 12. Is. 7. P. 1831–1841.

Crowe D.R., Parker W.H. Hybridization and agamospermy of *Bidens* in northwestern Ontario // Taxon. 1981. Vol. 30. № 4. P. 749–760.

Debray M. *Bidens frondosa* L. et *Paspalum longipilum* Nash dans la vallée de la Loire // Bull. Soc. Bot. Fr. 1942. Vol. 89. P. 43–44.

Debray M., Thonet V. Observations nouvelles sur le genre *Bidens* dans la région parisienne // Cahiers des Naturalistes: bulletin des Naturalistes parisiens 1958. T. 14. P. 105–109.

Filoché S., Rambaud M., Auvert S., Beylot A., Hendoux F. Catalogue de la flore Vasculaire d'Ile-de-France (rareté,

protections, menaces et statuts). Version complète 1a / avril 2011. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, 2011. 172 p.

Guénégon M.C., Levasseur J.E. La nouvelle espèce amphiploïde *Spartina anglica* C.E. Hubbard: son origine, argumentation et implications // Biogeographica. 1993. Vol. 69. P. 125–133.

Hegi G. *Bidens* Linnaeus // Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Berlin; Hamburg: «Paul Parey», 1964–1979. Bd. VI. T. 3. S. 219–237.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grappo L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S.,

Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph. E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. № 2. P. 101–149.

Muséum national d'Histoire naturelle [Ed]. 2003–2013. National inventory of natural heritage, website // (<http://inpn.mnhn.fr>) March 5, 2013.

Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtek J. Jr., Chytrý M., Jarošík V., Kaplan Z., Krahulec F., Moravcová L., Pergl J., Štajerová K., Tichý L. Catalogue of alien plants of the Czech Republic (2nd edition): checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns // Preslia. 2012. Vol. 84. P. 155–255.

THE VARIABILITY OF *BIDENS* L. TAXA AND THE PROBLEM OF HYBRIDIZATION

© 2013 Vinogradova Yu.K.¹, Galkina M.A.¹, Mayorov S.R.²

¹ Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences
ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia. e-mail: gbsad@mail.ru

² Moscow State University
GSP-1, Moscow, 119899 Russia. e-mail: saxifraga@mail.ru

The complex of microspecies of the genus *Bidens* referred earlier to the *B.* × *garumnae* is characterized. Generation F₁ doesn't inherit the "split" form of growth and integral leaves of P- plants, but each specimen is uniform and has a set of morphological and biological characteristics. In the studied locality only one hybrid grows, *B. radiata* × *B. frondosa*. Proofs of a hybrid origin of other microspecies were not found. It is offered to carry out the molecular and genetic analysis of specimens referred earlier to *Bidens* × *garumnae*, and to describe them further as self-sustained microspecies or intraspecific taxa.

Key words: *Bidens*, microspecies, variability, hybridization.