ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ACER NEGUNDO L. НА ПРОТЯЖЕНИИ ТРАНССИБИРСКОЙ МАГИСТРАЛИ

© 2023 Виноградова Ю.К.*, Галкина М.А.**

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

Поступила в редакцию 28.04.2023. После доработки 01.07.2023. Принята к публикации 02.08.2023

Изучение внутривидовой изменчивости чужеродных растений имеет решающее значение для выявления закономерностей их микроэволюции во вторичном ареале и прогнозирования возможности дальнейшего расселения и способности внедряться в естественные фитоценозы. До сих пор остаётся неясным, как из первоначально генетически обеднённой инициальной инвазионной популяции формируется таксон с ареалом, превосходящим по площади естественный ареал вида, и, следовательно, приспособленный к более широкому спектру эколого-климатических условий. Клён ясенелистный Acer negundo L. является в этом отношении замечательным объектом исследования. Вторичный ареал этого североамериканского вида охватывает все регионы нашей планеты, за исключением Антарктиды. В России он расселился от Калининграда до Владивостока, сформировал инвазионные популяции во всех восьми Федеральных округах и включён в ТОП-100 наиболее агрессивных инвазионных видов страны. Внутривидовая изменчивость его биоморфологических признаков изучена нами ранее, а результаты исследования генотипической изменчивости представлены в настоящей статье. Обследованы инвазионные популяции A. negundo, расположенные вдоль Транссибирской магистрали от Москвы до Владивостока (9288 км). Выделена ДНК из 38 образцов, собранных по ходу Транссиба во Владимирской и Костромской областях, Республике Татарстан, Пермском крае, Новосибирской области, Красноярском крае, Амурской области и Приморском крае. По ядерному участку ДНК ITS 1-2 образцы клёна ясенелистного из российской части вторичного ареала продемонстрировали очень высокое сходство между собой, но со 100%-й бутстреп-поддержкой отличаются от образца из естественного ареала. По хлоропластному высоковариабельному участку trnL-trnF образцы разделились на две клады, не имеющие чёткой корреляции с географическим происхождением образца. Отдельные субклады с высокой бутстреп-поддержкой образовали растения: 1) из Татарстана (из Казани и Нижнекамска), 2) из Перми и Новосибирска, 3) образцы из Красноярска. Сеть гаплотипов, построенная по участку trnL-trnF, также продемонстрировала генетическое своеобразие образцов из Татарстана. Выдвинута гипотеза о расселении по Транссибирской магистрали (а возможно, и по всей России) только нескольких генотипов A. negundo, обладающих высокой степенью инвазионной активности. Другие генотипы, в том числе попавшие на территорию бывшей Российской империи ранее, не проявили способности внедряться в естественные фитоценозы и встречаются довольно редко.

Ключевые слова: клён ясенелистный, *Acer negundo*, генотипическая изменчивость, гаплотип, Транссибирская магистраль.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-3-19-29

Ввеление

Клён ясенелистный Acer negundo L. завезён в Европу из Северной Америки не позднее 1680 г. [Виноградова и др., 2022]. Через сто лет, в начале XIX в., он стал в европейских странах очень популярным растением: его высаживали в частных садах, городских аллеях, парках, применяли для формирования защитных насаждений, в том числе вдоль дорог, а также для лесопосадок. Последняя волна активной интродукции вида наступи-

ла после Второй Мировой войны, при этом в большинство стран клён завозили повторно и широко использовали для лесопосадок и защитных лесополос [Mędrzycki, 2011].

В настоящее время в Европе, где сформировались первые инициальные инвазионные популяции *А. negundo*, он встречается практически повсеместно и натурализовался в 26 странах [Lambdon et al., 2008]. Кроме того, этот вид расселился по всему миру, включая Азию, Южную Америку и Австралию.

В России преднамеренная интродукция Acer negundo так же, как и в Европе в целом, проводилась неоднократно. По сведениям С.Я. Соколова [1957], в 1796 г. в ботаническом саду Санкт-Петербурга уже имелись взрослые экземпляры клёна. Однако в открытом грунте растения семенного происхождения не выживали, поскольку испытывались только образцы из южной части естественного ареала [Уханов, 1950]. Но в 1879 г. Э.Л. Регель получил семена A. negundo из северных районов Канады. Деревья, выросшие из этих семян, отличались более слабым ростом и тонкими ветвями фиолетового оттенка и оказались вполне выносливыми [Воейков, 1908]. Два таких экземпляра Р.И. Шредер вырастил в Москве и описал под названием A. negundo boreale, указав, что они обильно плодоносят [Шредер, 1899]; американские авторы деревья со сходными морфологическими признаками относили к A. n. var. violaceum (Kirchn.) Jaeg. [Rehder, 1949]. В настоящее время деревья клёна с тонкими красноватыми ветвями изредка встречаются почти по всей России в садах и парках, но в спонтанных инвазионных популяциях не найдены [Виноградова и др., 2022].

Третьим источником посадочного материала *А. педипдо* был Скриверский дендропарк, в котором в 1893 г. М. Сиверс заложил плантацию из семян, выписанных из провинции Манитоба (Канада), и в начале XX в. клён ясенелистный широко внедрялся в декоративные посадки северо-западных регионов Российской империи [Мауринь, 1970].

В это же время *А. negundo* стали активно использовать и в лесничествах южных областей Европейской России. Так, в рамках проекта по восстановлению и улучшению естественных условий в степной полосе (1893–1898 гг.) под руководством В.В. Докучаева его высаживали в составе лесозащитных полос в Воронежской обл.

В 1896—1897 гг. клён ясенелистный попал на Урал и в Сибирь. С 1897 г. он выращивался в Свердловской обл. в питомнике при Талицкой лесной школе, и уже в 1909 г. его стали массово высаживать в городские парки [Луговых, 1959]. В Сибири интродукция вида происходила, в основном, благодаря

садоводам-любителям, которые везли посадочный материал из европейской части России. Он был среди первых древесных пород, высаженных в 1896 г. в саду Комиссарова на правом берегу Иртыша в 30 км южнее Омска [Крылов, Салатова, 1955]. С 1896 по 1914 г. клён высаживали в сады и парки крупных сёл и городов Алтайского края, в том числе Барнаула. С 1926 г. была организована закладка государственных агролесомелиоративных питомников в Рубцовске и Славгороде, а в 1931 г. – в Ключах, Родино, Волчихе и Благовещенке; в 1928 г. материал из этих питомников был использован для насаждений лесополос Алтайского края [Эбель и др., 2016].

Использовался клён и для озеленения городов Дальнего Востока, где введён в культуру в 1906–1907 гг. С.И. Еловицким [Василюк, Таранкова, 1970]. В 1940-е гг. А. negundo был высажен в Уссурийске [Коляда, 2011, 2016]. Массовое появление его в Приморском крае связано со строительством Большого Владивостока (1960–1965) и сменой места получения посадочного материала [Виноградова и др., 2021].

Столь активное высаживание привело к ускользанию клёна ясенелистного из культуры и к его последующему дичанию. Первые упоминания о размножении вида самосевом относятся к 1920-м гг. Поначалу он внедряется в антропогенно нарушенные биотопы, со временем формирует крупные ценопопуляции рядом с населёнными пунктами и в поймах и, наконец, успешно внедряется в естественные климаксовые сообщества, вытесняя аборигенные виды растений. В настоящее время на территории России A. negundo относится к 100 наиболее опасным инвазионным видам [Самые..., 2018]. Он распространён от Калининградской области до Приморского края и включен в списки инвазионных видов административных субъектов всех 8 Федеральных округов РФ, причем в 7 из них он является видом-трансформером 1 категории статуса [Сенатор, Виноградова, в печати].

Таким образом, семена и саженцы A. negundo ввозили в Россию несколько раз и из разных частей ареала, и, вследствие этого, интродуцированные деревья обладают широким диапазоном генотипической из-

менчивости. Однако известно, что инвазионная активность характеризует скорее не вид, а генотип [Виноградова и др., 2013], и во вторичном ареале в России эволюция приспособительных признаков уже затронула 13-15 поколений данного вида, если учесть, что клён начинает плодоносить на 6-7-м году жизни. Будет ли генотипическая вариабельность не интродуцированных, а локальных спонтанных популяций клёна достаточно велика? Проявляет себя как инвазионный один генотип A. negundo или несколько? Насколько отмеченная ранее биоморфологическая неоднородность образцов различного географического происхождения [Виноградова и др., 2022] соотносится с амплитудой генотипической изменчивости?

Для решения этих вопросов мы изучали генотипическую вариабельность клёна ясенелистного, произрастающего вдоль Транссибирской магистрали, которая является одним из главных транспортных коридоров России и вектором расселения не только аборигенных, но и (в основном) чужеродных растений. Ранее нами было установлено, что он успешно приспособился к специфическим экологическим условиям железных дорог и произрастает по Транссибирской магистрали от Москвы до Владивостока. Несмотря на проводимую реконструкцию железной дороги и массовое применение гербицидов, семена клёна способны прорастать на железнодорожном полотне, и ювенильные экземпляры отмечены нами более чем в трети (112 из 295) геоботанических описаний. Возможно, этот вид уже сформировал генотипы, устойчивые к химическим реагентам. В Европейской части России численность и проективное покрытие его довольно высоки, по мере продвижения в сибирские, более континентальные регионы, эти показатели снижаются, а затем по мере усиления влияния муссонного климата, вновь возрастают [Виноградова и др., 2022]. В отличие от железных дорог южного направления в Европейской России, в полосе отчуждения по Транссибирской магистрали клён ясенелистный намеренно не высаживали, поэтому участие этого инвазионного вида в придорожных естественных фитоценозах относительно невелико. Это дало возможность с высокой долей

вероятности предположить, что он появляется на Транссибе не с прилегающих к железной дороге территорий, а в результате случайного переноса семян на далёкие расстояния (Long-Distance Dispersal, LDD).

Цель настоящего исследования — оценка генотипической изменчивости инвазионных популяций клёна ясенелистного, расселяющегося вдоль Транссибирской магистрали.

Материалы и методы

Собраны листья с деревьев клёна, произрастающих на различных участках Транссибирской магистрали в восьми административных субъектах РФ от Владимирской обл. до Приморского края (табл. 1).

Выделение ДНК проводилось из гербарного материала (листьев) СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Всего была выделена ДНК из 38 образцов А. negundo (табл. 1, рис. 1). В анализ включены также 2 образца из базы данных GenBank (табл. 1), собранные в штате Калифорния, США [Vargas-Rodriguez et al., 2020] и рассматриваемые в качестве внешней группы.

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе Biorad T-100 (США). Для ядерного рибосомного внутреннего транскрибируемого спейсера 1-2 (ITS 1-2) использовались праймеры nnc18s10 (прямой) и с26А (обратный) при температуре отжига 58 °C. Для хлоропластного высоковариабельного некодирующего межгенного спейсера trnL-trnF применялись праймеры С (прямой) и F (обратный) при температуре отжига от 0.3 до 62 °C [Shaw et al., 2007]. Очистка ПЦР-продукта для секвенирования выполнена в смеси ацетата аммония с этанолом. Определение нуклеотидных последовательностей ДНК проведено на автоматическом секвенаторе в ЗАО «Синтол». Обработка нуклеотидных последовательностей проведена в программе BioEdit. Последовательности включены в международную базу данных GenBank, номера для каждого образца представлены в таблице (табл. 1). Далее были построены филогенетические деревья в программе SplitsTree методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) и сеть гаплотипов в программе TCS.

Таблица 1. Характеристика образцов *Acer negundo*, собранных вдоль различных участков Транссибирской магистрали и в её окрестностях и использованных для молекулярно-генетического анализа.

№ образца	Регион	Место сбора, координаты	Коллектор, год	Участок ДНК	
				ITS	trnL-trnF
A0	США	Калифорния		MN027941.1	
A00	США				KX277732
A1	Пермский край	г. Пермь, берег Камы 58.0184° с. ш. 56.2429° в. д.	М.А. Галкина, А.В. Стогова, 2022	OQ645300	OQ659475
A2b		г. Пермь, откос между ст. Пермь-2 и пл. 1436 км 58.0050° с. ш. 56.1779° в. д.		OQ645301	
A3a		г. Пермь, ст.		OQ645302	OQ659476
A3b		Комсомольская 58.0384° с. ш. 56.1055° в. д.		OQ645303	
A4	Новосибирская обл.	г. Новосибирск, ул. Железнодорожная 55.0475° с. ш. 82.9057° в. д.	В.Н. Зеленкова, А.Ю. Курской, М.Ю. Третьяков, 2022	OQ645304	OQ659477
A5		г. Новосибирск, ул. Станционная 54.9961° с. ш. 82.8128° в. д.		OQ645305	OQ659478
A6		г. Новосибирск, пр. Виктора Ващука 55.0232° с. ш. 82.9093° в. д.		OQ645306	OQ659479
A7		г. Новосибирск, ст. Иня- Восточная 55.1094° с. ш. 83.0017° в. д.		OQ645307	OQ659480
A8	Красноярский край	г. Красноярск, ст. Красноярск-Северный. Емельяновский р-н 56.0731° с. ш. 92.9351° в. д.	В.Н. Зеленкова, А.Ю. Курской, М.Ю. Третьяков, 2022	OQ645308	OQ659481
A9		г. Красноярск, ст. Базаиха 56.0234° с. ш. 93.0927° в. д.		OQ645309	OQ659482
A10		ст. Зыково 55.9547° с. ш. 93.1582° в. д.		OQ645310	
A11	Республика Татарстан	г. Нижнекамск 55.6857° с. ш. 51.8215° в. д.	Ю.К. Виноградова, 2022	OQ645311	OQ659483
A12a	Пермский край	г. Кунгур 57.4413° с. ш. 57.0038° в. д.	Ю.К. Виноградова, 2022	OQ645312	OQ659484
A12b				OQ645313	OQ659485
A12c				OQ645314	OQ659486
A13c	Пермский край	г. Чайковский 56.7811° с. ш. 54.1411° в. д.	Ю.К. Виноградова, 2022		OQ659487

A14a	- Республика Татарстан	г. Казань 55.7745° с. ш. 48.9888° в. д.	Ю.К. Виноградова, - 2022	OQ645315	OQ659488
A14b				OQ645316	OQ659489
A15a	Владимирская обл.	г. Гороховец 56.2089° с. ш. 42.6812° в. д.	М.М. Серебряный, И.Е. Серебряная, 2022		OQ659490
A15c					OQ659491
A16c	Костромская обл.	г. Кострома 57.7603° с. ш. 40.9320° в. д.	М.М. Серебряный, И.Е. Серебряная, 2022	OQ645317	OQ659492
A18b	Приморский край	г. Владивосток, ст. Санаторная 43.230693° с. ш. 131.980356° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645318	OQ659493
A18c				OQ645319	OQ659494
A19a	Амурская обл.	г. Завитинск, ст. Завитая 50.117154° с. ш. 129.450888° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645320	OQ659495
A19b				OQ645321	OQ659496
A19c					OQ659497
A20a	Амурская обл.	г. Белогорск, ст. Белогорск 50.920492° с. ш. 128.461242° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645322	OQ659498
A20b					OQ659499
A20c				OQ645323	OQ659500
A21a	Амурская обл.	ст. Серышево 51.092502° с. ш. 128.382136° в. д.	О.В. Котенко, 2022		OQ659501
A22a	Амурская обл.	ст. Магадачи 53.453548° с. ш. 125.810726° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645324	OQ659502
A22b					OQ659503
A22c				OQ645325	OQ659504
A23a	Амурская обл.	ст. Екатеринославка 50.372287° с. ш. 129.104857° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645326	OQ659505
A23b				OQ645327	
A23c				OQ645328	OQ659506
A24a	Амурская обл.	ст. Свободный 51.392546° с. ш. 128.138297° в. д.	О.В. Котенко, 2022	OQ645329	OQ659507
A24b				OQ645330	

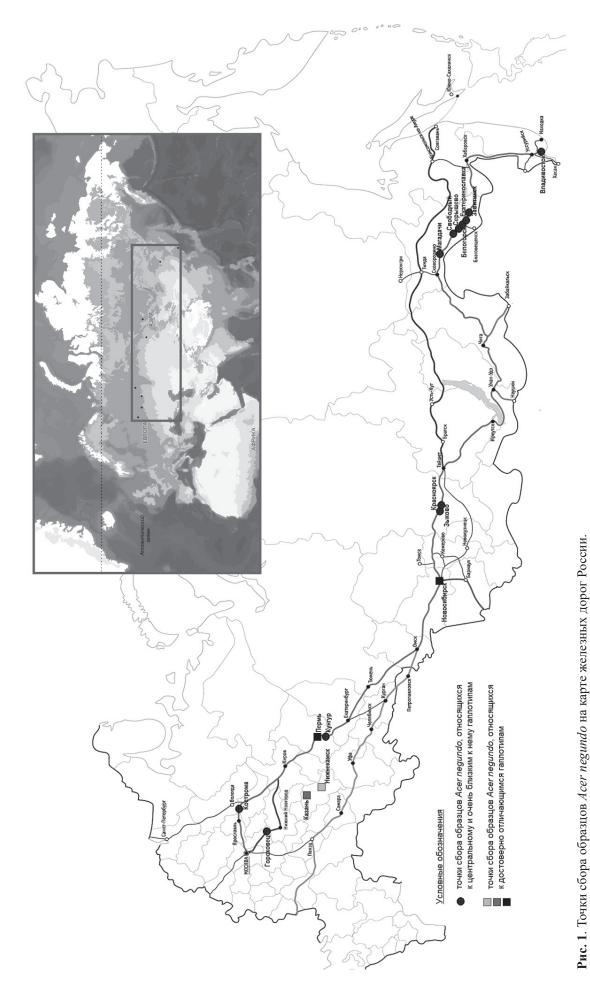
Результаты

Ядерный участок ДНК, ITS 1–2, демонстрирует очень высокое сходство всех образцов *Acer negundo*, собранных вдоль Транссиба от Костромы до Владивостока (рис. 2) и одновременно их отличие от использованного в качестве внешней группы образца из Генбанка *A. negundo* var. *californicum*, отделившегося со 100%-й бутстреп-поддержкой.

Что касается хлоропластного высоковариабельного участка trnL-trnF (рис. 3), исследованные образцы разделились на две крупные клады. В первую вошла преобладающая часть образцов, а во вторую – образцы из Новосибирска, Перми, Нижнекамска и Казани. В некоторых случаях внутрипопуляционные различия были не менее значительными, чем межпопуляционные: так, разделились по двум субкладам образцы из Амурской обл. и

из Кунгура. Некоторая корреляция с географическим происхождением образцов всё же наблюдается: отдельную субкладу с высокой бутстреп-поддержкой образовали растения из Татарстана (из Казани и Нижнекамска), вторая субклада объединяет особи из Перми и Новосибирска, а третья небольшая субклада — образцы из Красноярска.

По участку trnL-trnF построена сеть гаплотипов (рис. 4). Всего выделилось 14 гаплотипов, 9 из которых очень близки к центральному. В отдельный гаплотип (№ 11) выделились образцы из Новосибирска и Перми. Гаплотипы №№ 12–14 представлены всего одним образцом каждый: А14а (Казань), А14b (Казань), А11 (Нижнекамск). В целом, результаты совпадают с данными анализа UPGMA, и достоверные различия позволяют выделить как генетически своеобразные



•



Рис. 2. Филогенетическое дерево по нуклеотидным последовательностям участка ITS 1–2 для образцов *Acer negundo* из различных частей ареала.

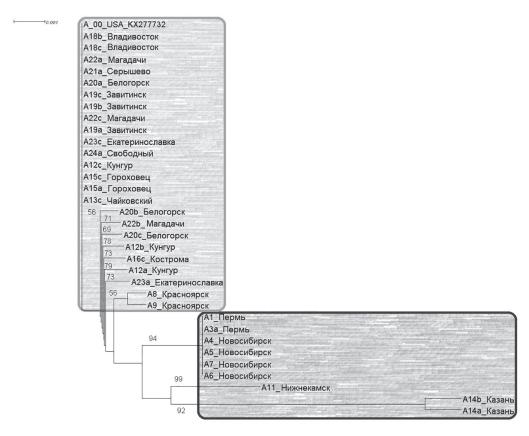


Рис. 3. Филогенетическое дерево по нуклеотидным последовательностям участка trnL-trnF для образцов *Acer negundo* из различных регионов вторичного ареала.

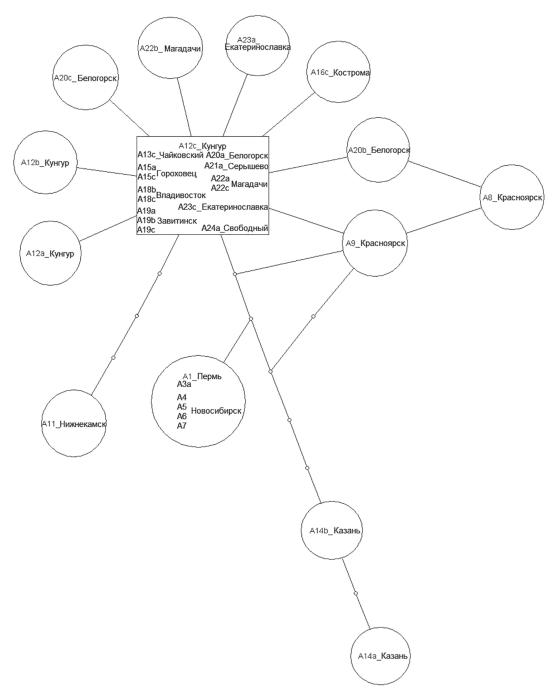


Рис. 4. Сеть гаплотипов образцов *Acer negundo*, собранных на разных участках Транссибирской магистрали, построенная на основе хлоропластного участка ДНК trnL–trnF.

только популяции из Казани, Нижнекамска, а также из Перми и Новосибирска.

Обсуждение

По ядерному участку ДНК образцы клёна ясенелистного из российской части вторичного ареала со 100%-й бутстреп-поддержкой отделились от образцов из естественного ареала, что демонстрирует сильное влияние «эффекта основателя» на микроэволюцию чужеродных растений. К сожалению, в Генбанке

не содержатся данные по образцам A.n. var. violaceum. Тем не менее, вполне определённо можно говорить об отсутствии вклада генов калифорнийских популяций в генофонд A. negundo, сформировавшийся во вторичном ареале в России.

Высокое сходство инвазионных популяций клёна ясенелистного по ядерному участку ДНК свидетельствует о наличии единого (или, по крайней мере, немногочисленных) инвазионного генотипа «на все случаи жиз-

ни» [Вакег, 1955], который оказался способным внедриться в естественные фитоценозы как в Европейской России, так и в Сибири, и на Дальнем Востоке. Для чужеродных видов, размножающихся агамным способом, эта стратегия является основной [Виноградова, 1992], но для перекрёстноопыляющегося *А. педипдо* она несколько неожиданна. Таким образом, наши данные поддерживают ту точку зрения, которая утверждает, что не для всех видов необходимым условием успешной инвазии является высокое генетическое разнообразие в популяциях растений [Poulin et al., 2005; Culley, Hardiman, 2009].

При анализе хлоропластного высоковариабельного участка trnL-trnF отмечена некоторая корреляция с географическим происхождением образцов. Отдельные субклады с высокой бутстреп-поддержкой образовали растения: 1) из Татарстана (из Казани и Нижнекамска), 2) из Перми и Новосибирска, 3) образцы из Красноярска. Вероятно, генетическая неоднородность (хотя и низкая) особей, произрастающих по Транссибирской магистрали, связана с тем, что в некоторых немногочисленных случаях семена клёна проникли на Транссиб из преднамеренно сделанных в окрестностях железной дороги посадок, и на этих участках магистрали A. negundo появился в результате «ухода из культуры».

Выволы

Инвазия *A. negundo* на Дальний Восток осуществлялась не напрямую из Северной Америки, как это можно было бы предположить, а из европейской части России.

Высокое сходство популяций этого вида по ядерному участку ДНК свидетельствует о наличии немногих высокоинвазионных генотипов (а возможно и единственного генотипа!), которые были сопряжены с расселением вида по Транссибирской магистрали от Москвы до Владивостока.

Различия по нуклеотидным последовательностям хлоропластного участка trnL—trnF подтверждают продвижение клёна ясенелистного по Транссибу преимущественно путём «дальнего расселения» (long-distance dispersal), то есть инвазия его носит скачкообразный характер. Однако в единичных слу-

чаях инвазионные популяции могут сформироваться из семенного материала, попавшего на железную дорогу из близлежащих искусственных посадок.

Благодарности

Авторы выражают благодарность коллегам А.В. Стоговой, В.К. Тохтарю, М.Ю. Третьякову, В.Н. Зеленковой, А.Ю. Курскому, О.В. Котенко за помощь в сборе материала.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№122042600141-3), а также при поддержке Минобрнауки России ЦКП «Гербарий ГБС РАН», грант № 075-15-2021-678.

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

Василюк В.К., Таранкова Т.И. Первые итоги интродукции лиственных древесно-кустарниковых пород в Ботаническом саду // Деревья, кустарники, многолетники для озеленения юга Дальнего Востока. Владивосток, 1970. С. 5–26.

Виноградова Ю.К. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. М., 1992. 40 с.

Виноградова Ю.К., Галкина М.А., Майоров С.Р. Изменчивость таксонов рода *Bidens* L. и проблема гибридизации // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 2–16.

Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик (Аистова) Е.В., Марчук Е.А., Николин Е.Г., Прокопенко С.В., Рубцова Т.А., Хорева М.Г., Чернягина О.А., Чубарь Е.А., Шейко В.В., Крестов П.В. Чёрная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного Федерального Округа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 510 с.

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Костина М.В. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.): морфология, биология и оценка инвазивности. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. 218 с.
- Воейков А.Д. О натурализации древесных пород // Лесной журн. 1908. Вып. 7. С. 14–17.
- Коляда Н.А. Адвентивные виды в древесной урбанофлоре г. Уссурийска (Приморский край) // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2011. № 4. С. 78–83.
- Коляда Н.А. Определение степени инвазионной опасности североамериканских древесных растений на юге Дальнего Востока России // Изв. Самарского научного центра РАН. 2016. № 2. С. 105–108.
- Крылов Г.В., Салатова Н.Г. Озеленение городов и рабочих посёлков Западной Сибири. Новосибирск: ВНИТОЛес, 1955. 56 с.
- Луговых П.В. Акклиматизация древесных и кустарниковых растений на Урале // Бюл. Гл. ботан. сада. 1959. Вып. 34. С. 24–29.
- Мауринь А.М. Опыт интродукции древесных растений в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1970. 257с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления // Успехи современной науки (в печати).
- Соколов С.Я. Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений // Тр. БИНа. Сер. 6. 1957. № 5. С. 10–32.
- Уханов В.В. Клёны Северной Америки в районе Ленинграда и возможности их культуры в Европейской части СССР // Тр. БИНа. Сер 4. 1950. № 1. С. 20–57.
- Шредер Р. Указатель растений дендрологического сада Московского сельскохозяйственного института. М.: Товарищество И.Н. Кушнеров и Ко, 1899. 148 с.
- Эбель А.Л. и др. Чёрная книга флоры Сибири / Отв. ред. А.Н. Куприянов; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние; ФИЦ Угля и углехимии [и др.]. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2016. 440 с.

- Baker H.G. Self-compatibility and establishment after "long-distance" dispersal. Evolution 1955. Vol. 9. P. 347–349.
- Culley T., Hardiman N. The role of intraspecific hybridization in the evolution of invasiveness: a case study of the ornamental pear tree *Pyrus calleryana* // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 1107–1119.
- 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-Grapow 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. No. 2. P. 101–149.
- Mędrzycki P. 2011. NOBANIS Invasive Alien Species Fact Sheet *Acer negundo* // Online Database of the European Network on Invasive Alien Species NOBANIS // (www.nobanis.org,). Date of access 15.04.2023.
- Poulin J., Weller S., Sakai A. Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaii // Divers Distrib. 2005. Vol. 11. P. 241–247.
- Rehder A. Manuel of cultivated trees and shrubs. 2nd ed. N.-Y.: The MacMillan comp., 1949. 996 p.
- Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Plant Molecular Biology. 1985. No. 5. P. 69–76.
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in Angiosperms: the tortoise and the hare III // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94. No. 3. P. 275–288.
- Vargas-Rodriguez Y.L., Urbatsch L.E., Caraman-Castro V. Taxonomy and phylogenetic insights for Mexican and Central American species of *Acer* (Sapindaceae) // The Journal of the Torrey Botanical Society. 2020. Vol. 147, No. 1. P. 49–86. https://doi.org/10.3159/TOR-REY-D-19-00011.1

GENOTYPIC VARIABILITY OF ACER NEGUNDO L. ALONG THE TRANS-SIBERIAN RAILWAY

© 2023 Vinogradova Yu.K.*, Galkina M.A.**

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

The study of intraspecific variability of alien plants is crucial for revealing the patterns of their microevolution in the secondary distribution range and predicting the possibility of further dispersal and the ability to invade natural plant communities. It is still unclear how a genetically impoverished initial invasive population forms a taxon with a range exceeding the natural range of the species and, therefore, adapted to more diverse ecological and climatic conditions. Boxelder, Acer negundo L., is a remarkable object of study in this respect. The secondary distribution range of this North American species covers all regions of our plane excluding Antarctica. In Russia it spread from Kaliningrad to Vladivostok, formed invasive populations in all eight Federal Districts and was included in the TOP 100 of the most aggressive invasive species of the country. The intraspecific variability of its biomorphological characters was studied by us earlier, and the results of the study of genotypic variability are presented in this article. Invasive populations of A. negundo located along the Trans-Siberian Railway from Moscow to Vladivostok (9288 km) were examined. We isolated DNA from 38 specimens collected along the Trans-Siberian railway in Vladimir and Kostroma Regions, Republic of Tatarstan, Perm Region, Novosibirsk Region, Krasnoyarsk Territory, Amur Region, and Primorskii Territory. By the ITS 1-2 nuclear DNA site, specimens of Acer negundo from the Russian part of the secondary distribution range showed very high similarity with each other, but with 100% bootstrap support separated from specimens from the natural distribution range. According to the chloroplast high-variable trnL-trnF site, the specimens were divided into two clades that weakly correlated with the geographical origin of the specimen. Separate subclades with high bootstrap support are formed by the plants: 1) from Tatarstan (Kazan and Nizhnekamsk), 2) from Perm and Novosibirsk, and 3) samples from Krasnoyarsk. The haplotype network constructed at the trnL-trnF site also demonstrated the genetic specificity of the samples from Tatarstan. We hypothesized that only a few genotypes of A. negundo with a high degree of invasive activity were dispersed along the Trans-Siberian Railway (and possibly throughout all Russia). Other genotypes, including those that entered the territory of the former Russian Empire earlier, have not shown the ability to invade natural plant communities and occur rather rarely.

Key words: boxelder, Acer negundo, genotypic variability, haplotype, Trans-Siberian railway.