

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ *VERONICA FILIFORMIS* J.E. SMITH (PLANTAGINACEAE) В ЕСТЕСТВЕННОМ И ВТОРИЧНОМ АРЕАЛЕ

© 2025 Галкина М.А.¹, Решетникова Н.М.², Виноградова Ю.К.³

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, 127276
e-mail: ¹mawa.galkina@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3707-1473>;
²n.m.reshet@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0662-8950>;
³gbsad@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>

Поступила в редакцию 18.03.2025. После доработки 27.06.2025. Принята к публикации 01.08.2025

Veronica filiformis – кавказско-малоазиатский вид, в последние десятилетия расширяющий вторичный ареал на территории Европы. Во вторичном ареале размножается исключительно вегетативным способом, формируя большие по площади клоны. Цель исследования – восстановить картину инвазии *V. filiformis* в европейской части России и оценить генетический полиморфизм этого вида во вторичном и естественном ареале. Выделена ДНК из 14 образцов *V. filiformis* из естественного ареала (Турция, Грузия, Абхазия, Северный Кавказ и его предгорья на территории России) и 14 образцов из вторичного ареала (европейская часть России и некоторые страны Европы). Анализ изменчивости особей *V. filiformis* и по ядерной, и по хлоропластной ДНК показал, что по хлоропластным маркерам изменчивость выше, чем по ядерным, как в естественном, так и во вторичном ареале. Генетическая изменчивость хлоропластной ДНК оказалась более высокой в центре европейской части России, во вторичном ареале. Полученные данные свидетельствуют об активных микроэволюционных процессах во вторичном ареале вида и говорят в пользу того, что нынешний вторичный ареал *V. filiformis* в России – последствия всего одного случая непреднамеренной интродукции и последующей активной адаптации вида к новым условиям среды.

Ключевые слова: *Veronica filiformis*, ITS 1–2, rpl32–trnL, trnL–trnF, Кавказ, микроэволюция.
DOI: 10.35885/1996-1499-18-3-038-049

Введение

Биологические инвазии в настоящее время считаются одним из основных факторов, определяющих крупномасштабные экологические изменения, поскольку инвазионные виды вызывают деградацию среды обитания, снижают естественное биоразнообразие, способствуют изменениям в экосистемах и влияют на сукцессионные процессы [Le Roux, Wiczorek, 2009].

Поскольку в регион вторичного ареала попадает только небольшая часть популяции чужеродного вида, в процессе приспособления к новым условиям среды наблюдаются изменения её генетической структуры. Обычно изменяются частота редких аллелей, число гаплотипов, доля полиморфных локусов, средняя гетерозиготность. Всё это сказывается на ходе инвазионного процесса, а при определённых условиях может приводить к микроэволюции и формообразованию [Скворцов, 1995; Дгебуадзе, 2023].

Модели распределения генетического разнообразия в значительной степени зависят от репродуктивной биологии чужеродного вида [Виноградова, 1992]. Перекрёстноопыляющиеся виды растений обычно имеют высокий уровень генетического разнообразия внутри популяций, но низкий уровень генетической дифференциации между популяциями, в то время как самоопыляющиеся виды и апомикты обычно имеют меньшую внутрипопуляционную генетическую изменчивость и больший уровень межпопуляционной изменчивости [Hamrick, Godt, 1996]. Клональное размножение также может снизить генетическое разнообразие внутри популяций [Scheepens et al., 2007].

Генетическое разнообразие растений во вторичном ареале можно объяснить не только биологическими особенностями вида, но и множественной интродукцией из разных источников, как это отмечено для *Phalaris*

arundinacea, *Alliaria petiolata*, *Pueraria lobata* и *Euphorbia esula* [Ward et al., 2008]. Сильная корреляция между более высокой генетической диверсификацией и множественными интродукциями была задокументирована также для *Ambrosia artemisiifolia*, и *Cirsium arvense* [Le Roux, Wiczorek, 2009] и *Pueraria lobata* [Pappert et al., 2000].

Информация об уровне генетического разнообразия инвазионных популяций по сравнению с исходными необходима для проверки различных эволюционных и экологических гипотез, используемых для объяснения успеха инвазионных видов [Bossdorf et al., 2005; Prentis et al., 2008]. В литературе встречается два противоположных мнения относительно роли изменчивости в успехе инвазии чужеродного вида. Есть данные, что инвазионные виды могут быстро эволюционировать [Lee, 2002] и что быстрая адаптация на генетической основе играет важную роль в успехе биологических инвазий [Mooney & Cleland, 2001; Sakai et al., 2001]. Другие исследования ставят под сомнение важность генотипической изменчивости и указывают на фенотипическую изменчивость как ключ к успеху колонизации и устойчивости некоторых видов в реципиентных сообществах [Parker et al., 2003; Poulin et al., 2005; Le Roux et al., 2007].

Метаанализ литературных источников показал [Ward et al., 2008], что часть агрессивных инвазионных видов обладает высоким уровнем внутривидовой генетического разнообразия в сочетании с низкой межвидовой изменчивостью (*Pueraria lobata*, *Solidago canadensis*, *Linaria vulgaris*), тогда как другая группа растений с высокой степенью инвазивности, наоборот, отличается низкой внутривидовой изменчивостью в сочетании с высокой межвидовой изменчивостью (*Euphorbia esula*, *Alliaria petiolata*). Высокий уровень как межвидовой, так и внутривидовой изменчивости не был отмечен ни у одного инвазионного вида. Низкий уровень и межвидовой, и внутривидовой изменчивости выявлен у *Eichornia crasipes*, *Aegilops triuncialis* и *Alternanthera philoxeroides*.

Реконструкция истории инвазии чужеродных видов является сложной задачей,

поскольку события интродукции могут происходить в больших временных и пространственных масштабах. Не всегда возможно с уверенностью определить, была ли инвазия инициирована одной или несколькими спонтанными популяциями. Инструментом для более глубокого понимания динамики популяций при биологических инвазиях являются методы молекулярной систематики и популяционной генетики. Эти методы могут помочь раскрыть историю интродукции инвазионных видов, определяя источник интродукции и оценивая уровень генетического разнообразия в инвазионных популяциях по сравнению с естественными [Bossdorf et al., 2005; Kang et al., 2007; Lavergne, Molofsky, 2007; Dlugosch, Parker, 2008; Hufbauer, Sforza, 2008; Prentis et al., 2009].

Системы молекулярных маркеров позволяют напрямую изучать различия в последовательности ДНК, что ведёт к точному обнаружению генетических различий между особями. Конечным источником всех генетических вариаций являются мутации, которые изменяют последовательность ДНК. Флуктуирующие паттерны генетической изменчивости, рассматриваемые как изменения частот аллелей и генотипов с течением времени, позволяют измерять генетическую изменчивость и картировать её распределение внутри и между популяциями [Ward et al., 2008]. Изучение генетического разнообразия и генетической структуры чужеродных видов призвано не только реконструировать историю инвазии, но и вести поиск закономерностей, которые могут объяснить или предсказать инвазивность того или иного вида.

Для оценки генотипической изменчивости чужеродных клонально размножающихся видов в качестве объекта исследования мы выбрали веронику нитевидную *Veronica filiformis* J.E. Smith (Plantaginaceae). Это многолетнее травянистое растение родом из Малой Азии и субальпийского пояса гор Кавказа [Гроссгейм, 1967] стремительно расширяет вторичный ареал на территории России, а также натурализовалось во многих районах Центральной и Западной Европы, Северной Америки, в Новой Зеландии и в Иране [Виноградова и др., 2017].

Вид во вторичном ареале размножается исключительно клонально. Завязь часто редуцирована, семена либо вообще не завязываются [Скворцов, 1982], либо образуются редко; немногочисленны, плоские, узловатые, длиной 1 мм [Thaler, 1951; Майоров и др., 2012]. Жизнеспособные семена были обнаружены только в одном образце вторичного ареала [Kornaś, Kuc, 1953]. Эксперименты по опылению и цитологические наблюдения роста пыльцевых трубок внутри пестиков показали, что *V. filiformis* – облигатно самонесовместимый вид [Scalone, Albach, 2014]. Даже при искусственном внутри- и межпопуляционном скрещивании, проведенном в условиях теплицы, семена, полученные в эксперименте, были мельче и имели более низкую всхожесть, чем в естественном ареале [Scalone, Albach, 2012]. Методом AFLP выявлено 2 генетических кластера вида в южной Германии на участке протяженностью 150 км и установлено, что *V. filiformis* расселяется вегетативным путём при отсутствии полового размножения за счёт накопления фенотипически наблюдаемых мутаций репродуктивных признаков [Scalone, Albach, 2012].

Наши предыдущие исследования показали, что вектором инвазии *V. filiformis* на первом этапе стала преднамеренная интродукция, за которой последовало расширение вторичного ареала вида [Виноградова и др., 2017]. Однако тогда мы не могли сказать, было ли формирование новых спонтанных популяций следствием непреднамеренной интродукции из первоначальной инициальной популяции или же это результат множественной интродукции из других регионов естественного ареала. Многочисленные гербарные сборы вероники во вторичном ареале могли быть представлены всего одним клоном – в случае, если имел место единичный случай интродукции, или же несколькими клонами – в случае множественной интродукции.

Цель исследования – восстановить картину инвазии *V. filiformis* в европейской части России и соседних регионах, а также оценить генетический полиморфизм этого вида.

Материалы и методы

ДНК выделена из листьев растений из гербарной коллекции ГБС РАН (МНА), собранных в разных частях естественного (Грузия, Турция, республики Кавказа в составе России, юг Краснодарского и Ставропольского края) и вторичного ареала. Во вторичном ареале растения были собраны как в европейской части России (Москва, Калуга, Владимирская область), так и в странах Европы (Германия, Литва, Украина).

Выделение ДНК проводилось СТАВ-методом [Rogers, Bendich, 1985]. Всего была выделена ДНК из 30 образцов *Veronica*: из 28 образцов *V. filiformis* и 2 образцов *V. opaca*, использованных в качестве внешней группы (табл. 1).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе Biorad T-100 (США). Для амплификации и последующего секвенирования использовались праймеры: NNC-18S10 (AGGAGAAGTCGTA-ACAA) и C26A (GTTTCTTTTCCTCCGCT) [Wen, Zimmer, 1996] для ITS1–2 и rpl32F (CAGTTCCAAAAAACGTA CTTC), trnL UAG (CTGCTTCCTAAGAGCAGCGT), C (CGAAATCGGTAGACGCTACG), F (ATTT-GAACTGGTGACACGAG) для участков хлоропластной ДНК [Shaw et al., 2005, 2007]. Праймеры были синтезированы и очищены в ПААГ компанией «Синтол» (Москва, Россия). Объем одной реакции ПЦР составил 20 мкл: 1,5–2 нг ДНК, 5 пМ каждого праймера, 4 мкл готового Master MIX, содержащего Hotstart SmarTaq ДНК полимеразу (Диалат, Россия), а также 13 мкл деионизированной воды. Для проведения ПЦР использовали следующие протоколы: для ITS1–2 и trnL–trnF: 94 °C – 3 мин; 94 °C – 20 с, 58 °C – 30 с, 72 °C – 40 с (34 цикла); 72 °C – 3 мин; для rpl32–trnL: 94 °C – 1 мин; 94 °C – 30 с, 57 °C – 40 с, 60 °C – 1 мин 20 с (35 циклов); 57 °C – 40 с, 60 °C – 1 мин 20 с (2 цикла). Продукты ПЦР разделяли в 1% агарозном геле в 0,5× TBE (pH = 8,3) буфере, содержащем бромид этидия, и очищали переосаждением в 0,125 М/л растворе ацетата аммония в 70%-м этаноле [Daniels, 2003]. Очищенный ПЦР-продукт был секвенирован в двух направлениях с теми же праймерами

Таблица 1. Точки сбора образцов *Veronica filiformis* и образцов внешней группы (*V. orasa*)

№ образца	Место сбора, координаты	Коллектор	Год сбора	№ в базе данных Генбанк			№ образца в гербарии МНА
				ITS 1–2	rpL32–tmL	tmL–trnF	
Ver1a	Грузия, Аджария, пос. Зелёный мыс, 41,6925° с.ш., 41,7069° в.д.	А.П. Хохряков	1992	OR593571	OR597602	PV113203	MNA0257865
Ver1b	Грузия, Аджария, окр. пос. Бахмаро, 41,8554° с.ш., 42,3141° в.д.	Е.Е. Гогина, Г.М. Проскуракова	1966	OR593572	OR597603	PV113204	MNA0257867
Ver2a	Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, 43,4287° с.ш., 41,7114° в.д.	В.В. Макаров	1962	OR593574	OR597605	PV113205	MNA0257870
Ver2b				OR593575	OR597606	PV113206	MNA0257873
Ver3a	Адыгея, окр. г. Майкоп, 44,603° с.ш., 40,100° в.д.	А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко	1970	OR593576	OR597607	PV113207	MNA0257868
Ver4b	Карачаево-Черкессия, окр. с. Нижний Чегем, 43,4920° с.ш., 43,2839° в.д.	Е.Е. Гогина	1976	OR593578	OR597609	–	MNA0257863
Ver8a	Адыгея, гора Оштен, 43,9970° с.ш., 39,9319° в.д.	Е.Е. Гогина	1968	OR593581	OR597612	PV113208	MNA0257858
Ver12a	Краснодарский Край, Красная Поляна, 43,6743° с.ш., 40,2071° в.д.	Н.В. Костылева	2000	OR593584	OR597614	PV113209	MNA0257854
Ver13a	Грузия, Аджария, г. Батуми, Ботанический сад, 41,6999° с.ш., 41,7161° в.д.	А.К. Скворцов	1982	OR593585	OR597615	PV113210	MNA0257853
Ver14a	Абхазия, г. Сухум, 43,0055° с.ш., 41,0464° в.д.	А.К. Скворцов	1982	OR593586	OR597616	PV113212	MNA0257852
Ver15b	г. Калуга, 54,5142° с.ш., 36,2611° в.д.	А.В. Крылов	2008	OR593588	OR597618	PV113213	MNA0160098
Ver16a	Литва, Каунасский р-н, д. Виршужиглис, 54,8168° с.ш., 24,1837° в.д.	В.В. Макаров	1986	OR593589	OR597619	PV113214	MNA0160099
Ver16b	Литва, г. Каунас, 54,8714° с.ш., 23,9115° в.д.	В.В. Макаров	1986	OR593590	OR597620	PV113215	MNA0160102
Ver17a	Украина, Ивано-Франковская обл., 48,7685° с.ш., 23,8411° в.д.	В.Н. Ворошилов	1960	OR593591	OR597621	–	MNA0160100
Ver17b				OR593592	OR597622	PV113216	MNA0160101
Ver19a	Германия, г. Берхтесгаден, 47,633° с.ш., 13,004° в.д.	Ю.К. Виноградова	2007	OR593593	OR597623	PV113217	MNA0552558
Ver20a	Турция, р-н Артвин, пос. Архави, 41,3507° с.ш., 41,3118° в.д.	А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко	2006	OR593594	OR597624	PV113218	MNA0552559

Ver20b	Турция, р-н Гиресун	А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко	2006	OR593595	OR597625	PV113219	MHA0552560
Ver22	г. Москва, ГБС РАН, 55,8442° с.ш., 37,5896° в.д.	М.А. Галкина	2023	OR593596	OR597627	PV113220	MHA0095994
Ver23	г. Москва, Солянский тупик, 55,7528° с.ш., 37,6368° в.д.	М.А. Галкина, Д.А. Бочков	2023	OR593597	OR597628	PV113221	MHA0095995
Ver24	г. Москва, Новоспасский монастырь, 55,7317° с.ш., 37,6566° в.д.	М.А. Галкина, Д.А. Бочков	2023	OR593598	OR597629	PV113222	MHA0095996
Ver25	г. Москва, Таганский детский парк, 55,7411° с.ш., 37,6619° в.д.	М.А. Галкина, Д.А. Бочков	2023	OR593599	OR597630	PV113223	MHA0095993
Ver26b	г. Москва, Коломенское, 55,6562° с.ш., 37,6590° в.д.	М.А. Галкина, Д.А. Бочков	2023	OR593600	OR597632	PV113224	MHA0095998
Vp13b	Владимирская обл., Александровский р-н, 56,3955° с.ш., 38,5869° в.д.	А.П. Серегин	2009	OR687270	OR707070	PV113211	MHA0160547
Ver27a	Карачаево-Черкессия, Архыз, 43,6921° с.ш., 41,4832° в.д.	Ю.К. Виноградова	2024	PV105637	PV113199	PV113225	–
Ver27b				PV105638	PV113200	PV113226	–
Ver28	Карачаево-Черкессия, Медовые водопады, 43,8866° с.ш., 42,5896° в.д.	Ю.К. Виноградова	2024	PV105639	PV113201	PV113227	–
Ver30	Ставропольский край, г. Кисловодск, 43,8974° с.ш., 42,7007° в.д.	Ю.К. Виноградова	2024	PV105641	PV113202	PV113228	–
Vo3a*	Калужская обл., Жуковский р-н, 54,9994° с.ш., 36,8936° в.д.	В.Д. Бочкин	1987	OR687277	OR707077	PV113229	MHA0160496
Vo4a*	Калужская обл., долина р. Протвы, окр. г. Обнинск, 55,0860° с.ш., 36,5557° в.д.	А.К. Скворцов	1973	OR687278	OR707078	PV113230	MHA0160500

Примечание: *образцы *Veronica oраса*, взятые в качестве внешней группы; остальные образцы относятся к виду *V. filiformis*. В случае если получился лишь один из двух хлоропластных участков, а второму не был присвоен номер в Генбанке, этот образец не учитывался при анализе данных по хлоропластной ДНК.

на ДНК-анализаторе 3730 DNA Analyzer (Life Technologies, США) в компании «Синтол».

Полученные нуклеотидные последовательности выравнивались в программе BioEdit v.7.0.8.0. [Hall, 1999]. Их длина составила 491–492 п.н. для участка ITS 1–2, 524–653 п.н. для *rpl32–trnL*, 549–553 п.н. для *trnL–trnF*. Последовательности включены в международную базу данных GenBank, номера для каждого образца представлены в табл. 1. Далее были построены филогенетические деревья в программе Mega v. 11 методом максимального сходства (ML) и сеть гаплотипов в программе TCS v. 1.21 методом статистической парсимонии в программе TCS v. 1.21 [Clement et al., 2000; Tamura et al., 2021].

Результаты

Анализ ядерного участка ITS 1–2 не показал значительной изменчивости. С бутстреп-поддержкой 63% на филогенетическом дереве выделились в отдельную кладу 3 образца из естественного ареала (Ver12a, Ver14a, Ver27b) (рис. 1). Отметим, что эти образцы собраны в граничащих между собой странах и регионах – Абхазия, Карачаево-Черкессия и юго-запад Краснодарского края (Красная Поляна).

Выделившиеся на филогенетическом дереве 3 образца (клада 1) также отделились и при построении сети ядерных гаплотипов: образец Ver12a образовал отдельный гаплотип IC, образцы Ver14a и Ver27b образовали гаплотип IB (рис. 2, А). Что касается третьего отделившегося гаплотипа, ID, образованного единственным образцом Ver3a, он также входит в отдельную субкладу (2a) на филогенетическом дереве, но с низкой бутстреп-поддержкой (см. рис. 1). Остальные образцы отнесены к исходному гаплотипу IA, и гаплотипы IA – ID можно отнести к одной группе (I), потому что отличаются они всего на одну замену или делецию.

На основании обоих межгенных некодирующих спейсеров хлоропластной ДНК (*rpl32–trnL* и *trnL–trnF*) построено филогенетическое дерево (рис. 3), а также сеть гаплотипов (рис. 2, В).

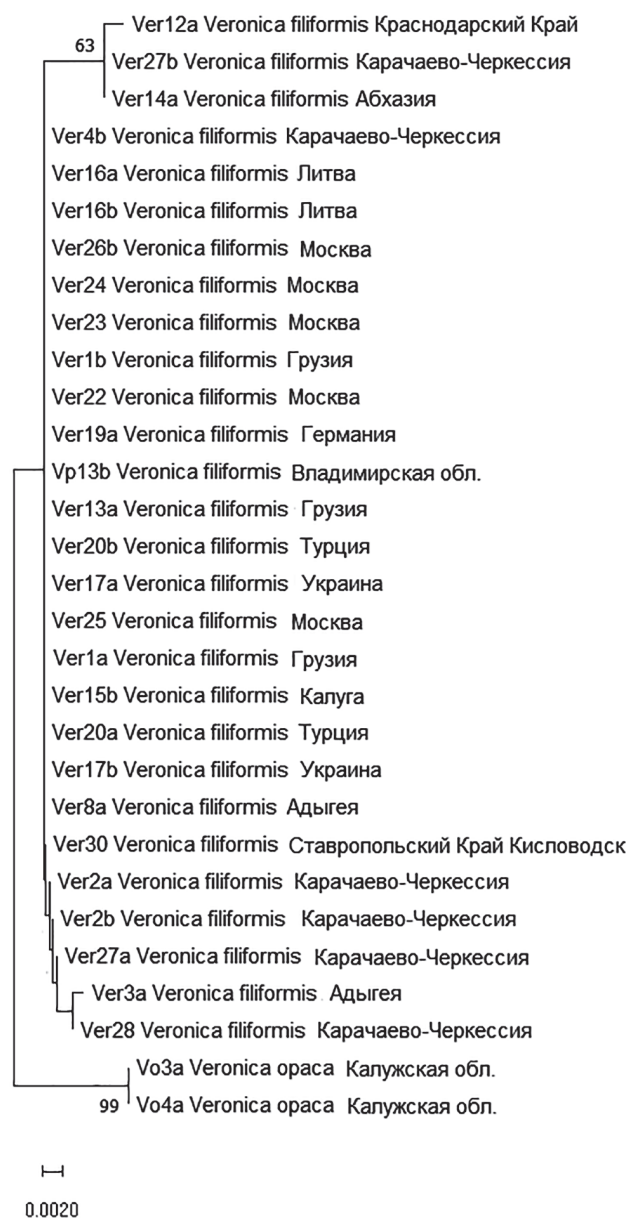


Рис. 1. Филогенетическое дерево образцов *V. filiformis* из естественного и вторичного ареала на основании участка ITS 1–2 ядерной ДНК: 1, 2 – клады образцов; 2a – субклада (см. описание результатов).

На филогенетическом дереве с бутстреп-поддержкой более 50% выделились две субклады (1 и 2), в которые вошли особи, собранные как в естественном, так и во вторичном ареале. Субклада 3 включает только три образца из естественного ареала. В исходной кладе остались образцы из вторичного ареала – Ver17b (с территории Украины) и Ver15b (собранный в г. Калуга, и при построении сети гаплотипов образовал отдельный гаплотип – 3А). При обработке данных по обоим хлоропластным участкам в программе TCS выделилось 16 гаплотипов (см. рис. 2, В), большинство га-

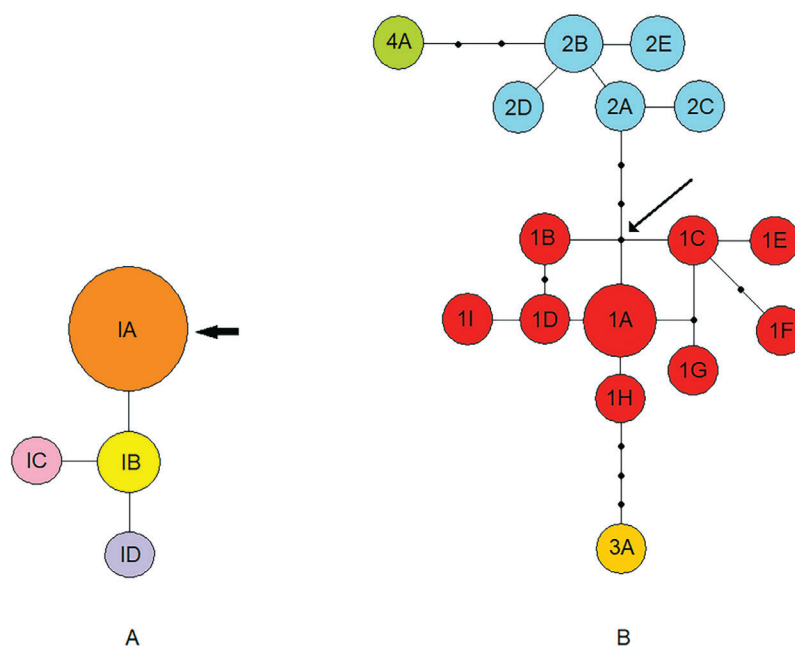
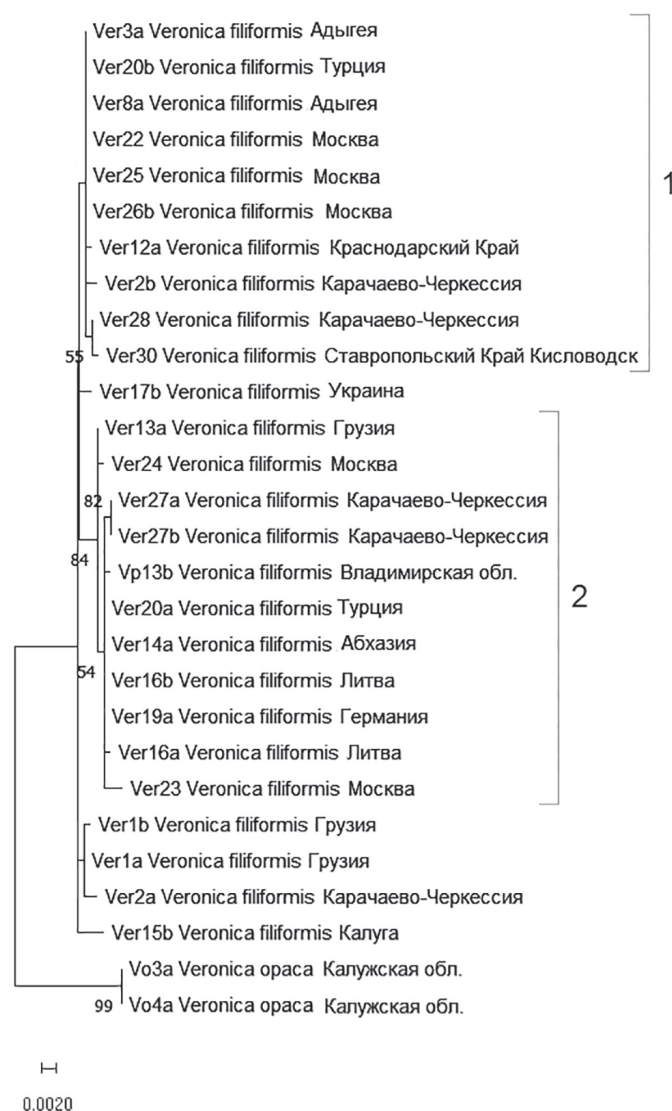


Рис. 2. Сети гаплотипов *V. Filiformis*: А – на основании ядерного участка ДНК ITS 1–2; В – на основании участков *rpl32*–*trnL* и *trnL*–*trnF* хлоропластной ДНК; стрелками отмечены исходные гаплотипы по данным ML анализа; число отрезков между кружками гаплотипов соответствует числу замен или делеций, если их более одной, отрезки разделены черными точками.

плотипов можно разделить на две группы, в состав каждой из которых входят гаплотипы, очень близкие между собой. Таким образом, выделилось 4 группы гаплотипов: две многочисленные (1 и 2), а в две оставшиеся вошло по одному гаплотипу (3А и 4А соответственно). Эти группы отмечены на рис. 3, встречаемость каждой из хлоропластных групп отражена на карте (рис. 4). Видно, что в случае с хлоропластной ДНК разнообразие гаплотипов выше именно во вторичном ареале, там присутствуют 4 группы гаплотипов, тогда как в естественном – только две. Две группы гаплотипов в естественном ареале представлены в общей сложности 9-ю гаплотипами, четыре группы гаплотипов во вторичном ареале объединяют 5 гаплотипов, а два гаплотипа встречаются и в естественном, и во вторичном ареале. При этом исходный гаплотип, от которого произошли остальные, не был найден среди нашей выборки образцов.

Рис. 3. Филогенетическое дерево образцов *V. filiformis* из естественного и вторичного ареала на основании участков *rpl32*–*trnL* и *trnL*–*trnF* хлоропластной ДНК: 1 и 2 — субклады, включающие большую часть образцов; 3 — субклада образцов из естественного ареала (с низкой бутстреп-поддержкой).



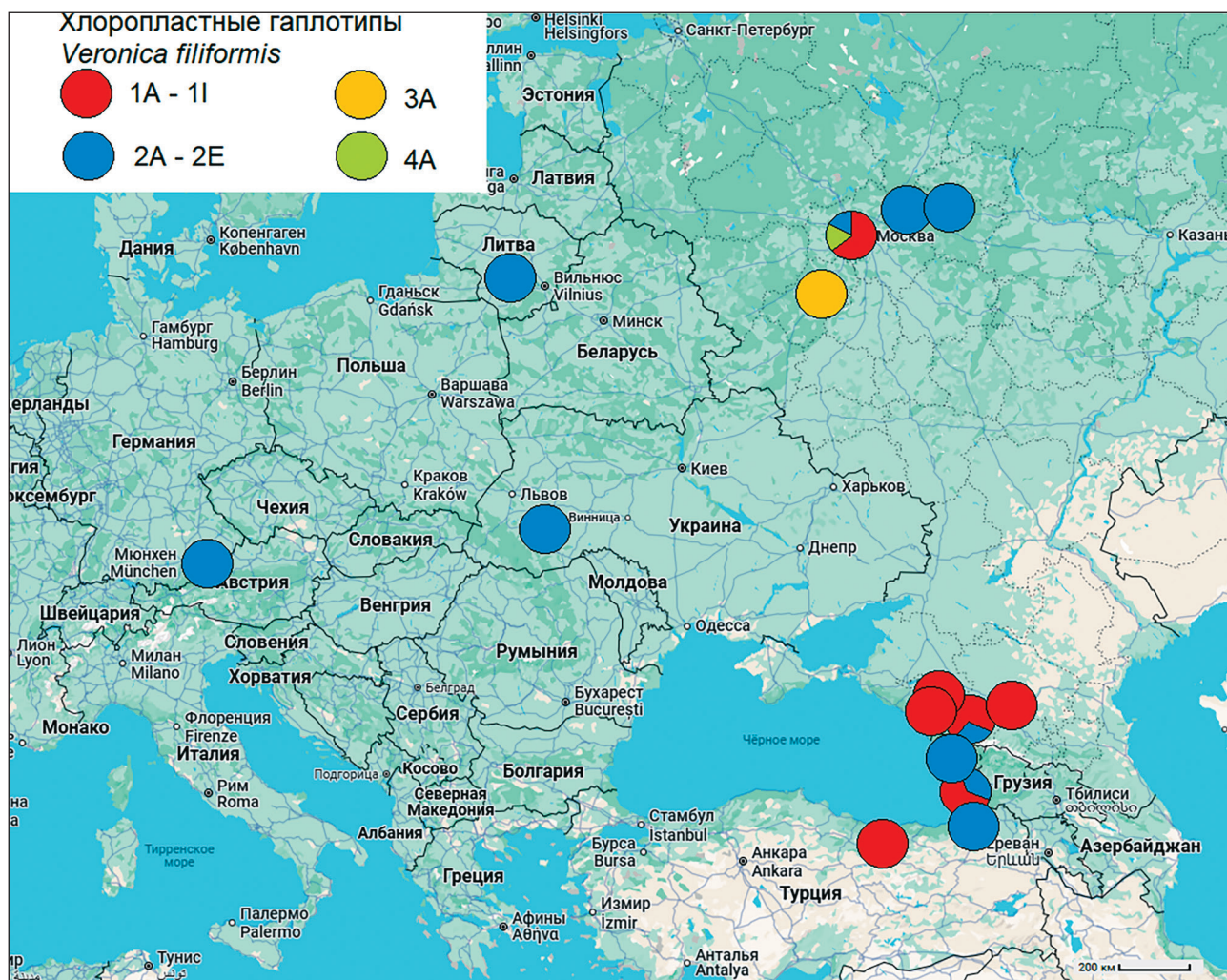


Рис. 4. Встречаемость хлоропластных групп гаплотипов *V. filiformis*.

Обсуждение

В естественном ареале *Veronica filiformis* по ядерному участку ITS 1–2 выявлена незначительная изменчивость: большинство образцов относятся к одному гаплотипу 1A (см. рис. 1, 2A), а остальные 3 гаплотипа являются очень близкими, потому что отличаются они всего на одну замену или делецию. Во вторичном ареале все образцы представлены единственным гаплотипом 1A, наиболее распространённым в естественном ареале. Наличие нескольких (хотя и близких) ядерных гаплотипов в естественном ареале и единственного ядерного гаплотипа во вторичном ареале говорит о том, что, по всей вероятности, изученные инвазионные популяции *V. filiformis* сформировались из одного источника, именно этот, наиболее распространённый гаплотип участвовал в процессе инвазии, и на начальном этапе формирования инициальной инвазионной популяции была утеряна лишь

очень небольшая часть генетического разнообразия. По хлоропластным межгенным спейсерам *rpl32–trnL* и *trnL–trnF* образцы показывают большую изменчивость, чем по ядерному участку. В естественном ареале выявлены две близких группы хлоропластных гаплотипов; во вторичном ареале, помимо обеих этих групп, отмечены ещё два сильно отличающихся гаплотипа – в Москве и Калуге.

Инициальной инвазионной популяцией следует считать одичавший клон, обнаруженный в 1971 г. на газонах плодового сада ВДНХ в Москве [Скворцов, 1982], история дальнейшего распространения *V. filiformis* на территории России описана нами ранее [Виноградова и др., 2017]. Представленность нескольких существенно различающихся хлоропластных гаплотипов во вторичном ареале и их более низкое разнообразие в образцах из естественного ареала подтверждают наличие быстрых

микроэволюционных преобразований генофонда даже у клонально размножающихся растений. Случаи миграции между удалёнными друг от друга популяциями объясняются деятельностью человека, способствующей не только первоначальной интродукции, но и дальнейшему распространению *V. filiformis* по европейской России. Обзор литературных источников по этой проблеме показал, что, хотя множественные интродукции сыграли определённую роль в возникновении ряда инвазий растений и способствуют сохранению генетического разнообразия [Frankham, 2005], некоторые инвазии растений были инициированы всего лишь несколькими интродукциями или, возможно, даже одним событием [Ward et al., 2008], так что инвазия *V. filiformis* не является исключением.

Во вторичном ареале *V. filiformis* идёт активная микроэволюция вида, приведшая за 50 лет к формированию двух хлоропластных гаплотипов, распространённых пока не очень широко. Наибольшее разнообразие гаплотипов отмечено в Москве – пункте первоначальной интродукции. Эти данные подтверждают выдвинутую нами ранее гипотезу о том, что у чужеродных видов быстро возникают изменения в генах, определяющих признаки, существенно влияющие на адаптацию к новым условиям среды [Виноградова, 1992]. Вероятно, довольно высокий темп микроэволюционных процессов отчасти связан и с тем, что во вторичном ареале *V. filiformis* преимущественно встречается в газонах больших городов, и интенсивное загрязнение окружающей среды индуцирует мутации.

Широко распространённые инвазионные виды (в том числе перекрёстноопыляющиеся) могут оставаться генетически относительно инвариантными и после многократных интродукций. Показано, например, что важным компонентом успешного распространения *Impatiens glandulifera* по территории Европы является не генетическая вариабельность, а фенотипическая пластичность [Hagenblad et al., 2015]. К аналогичным выводам мы пришли, обнаружив низкую степень полиморфизма участков хлоропластной ДНК (rpl32 trnL и trnL–trnF) у *Erigeron canadensis* L. [Галкина и др., 2022], а также участка ITS

1–2 ядерной ДНК и участка trnL–trnF хлоропластной ДНК у *Acer negundo* L. [Виноградова, Галкина, 2023], расселяющихся по Транссибирской магистрали. Выдвинута гипотеза о случайной интродукции с транспортом по Транссибу (а возможно, и по всей России) только нескольких генотипов обоих видов, 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. Таким образом, результаты успешной инвазии *E. canadensis* и *A. Negundo*, по всей видимости, связаны с модификационной изменчивостью.

Наши данные констатируют также вывод А. Смита [Smith et al., 2020], утверждавшего, что зачастую популяции инвазионных видов теряют генетическое разнообразие в результате эффекта основателя, но многие из них позднее формируют во вторичном ареале даже более высокое генетическое разнообразие, чем в первичном ареале. В этом случае вступают в действие такие механизмы, как возникновение новых генотипов в результате скрещивания между дивергентными исходными популяциями, гибридизация, высокая частота мутаций и проявление скрытых (криптических) генетических вариаций. Такое увеличение генетического разнообразия может повысить успех колонизации и адаптивный потенциал инвазионных видов. Однако в случае инвазии *V. filiformis* было утрачено лишь незначительное количество генетической изменчивости вследствие клонального размножения этого вида.

Наши результаты согласуются также с данными о низкой генетической изменчивости клонально размножающихся видов растений. Так, по данным британских ботаников [Hollingsworth, Bailey, 2000], 150 популяций *Reynoutria japonica* из Великобритании и 16 популяций из Европы и США показали генетическую идентичность в связи с отсутствием мужских фертильных особей этого вида. Низкое генетическое разнообразие отмечено у китайских инвазионных популяций *Alternanthera philoxeroides* и *Eichhornia crassipes* [Ren et al. 2005; Geng et al. 2007].

Из обобщения данных по генетической изменчивости инвазионных видов [Ward et al., 2008] видно, что из 20 проанализированных таксонов 11 могут размножаться клонально, у 2 видов размножение агамоспермное и 1 вид – апомикт. В этом случае способность видов адаптироваться к различным условиям может быть результатом не локального отбора, а преадаптационной способности к фенотипической пластичности.

Полученные данные позволяют предположить, что естественные кавказские популяции *V. filiformis* представляют собой вариации генотипа, заранее адаптированного к условиям Средней России. Это неудивительно, поскольку растения субальпийского пояса Кавказа произрастают в условиях, близких по климату к условиям Москвы, и в списке инвазионных растений России виды кавказско-малоазиатского происхождения представлены довольно широко [Сенатор, Виноградова, 2023].

Выводы

Генетическое разнообразие инвазионного в России клонально размножающегося вида *V. filiformis* крайне низкое: по ядерному участку ITS 1–2 оно практически не выражено как в первичном, так и во вторичном ареале, а по хлоропластным межгенным спейсерам *trnL–trnL* и *trnL–trnF* в естественном ареале выявлены две группы хлоропластных гаплотипов, а во вторичном – 4.

Произрастающие в Средней России популяции *V. filiformis* возникли в результате однократной непреднамеренной интродукции не позднее 1971 г. с последующим саморасселением из инициального одичавшего клона с территории ВДНХ (Москва). Наибольшее разнообразие гаплотипов отмечено в Москве – пункте первоначальной интродукции: за 50 лет сформировались два хлоропластных гаплотипа, не выявленные нами в естественном ареале. Вероятно, довольно высокий темп микроэволюционных процессов провоцируется в том числе и интенсивным загрязнением окружающей среды в населённых пунктах.

Финансирование работы

Работа проведена по теме государственного задания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения», № 122042600141-3.

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. Процессы микроэволюции у адвентивных и интродуцированных растений: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 1992. 40 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Галкина М.А. Темпы клонального расселения и регенеративная активность *Veronica filiformis* J.E. Smith // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 2. С. 2–12.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А. Генотипическая изменчивость *Acer negundo* L. на протяжении Транссибирской магистрали // Российский журнал биологических инвазий. 2023. № 3. С. 19–29.
- Галкина М.А., Зеленкова В.Н., Курской А.Ю., Третьяков М.Ю., Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К. Полиморфизм *Erigeron canadensis* L. на протяжении Транссибирской магистрали // Трансформация экосистем. 2022. Т. 5, № 3. С. 76–83. <https://doi.org/10.23859/estr-220222>
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Т. 7. Л.: Наука, 1967. 894 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Биологические инвазии чужеродных видов – глобальный вызов последних десятилетий // Вестник Российской академии наук. 2023. Т. 93, № 9. С. 814–823.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: КМК, 2012. 412 с.
- Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143, № 4. С. 1–10. DOI: 10.31857/S0042132423040099, EDN: RRCHXT
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Гл. бот. сада АН ССР. 1982. Вып. 124. С. 43–48.
- Скворцов А.К. К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* (Onagraceae) во флоре России // Бюлл. МОИП. 1995. Т. 100, № 1. С. 74–78.

- Bosssdorf O., Auge H., Lafuma L., Rogers W.E., Siemann E., Prati D. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations // *Oecologia*. 2005. Vol. 144. P. 1–11.
- Clement M., Posada D., Crandall K. A. TCS: A computer program to estimate gene genealogies // *Mol. Ecol.* 2000. Vol. 9. P. 1657–1659.
- Daniels S.E. Preparation and direct automated cycle sequencing of PCR products. In: J. M. S. Bartlett, D. Stirling (eds.). *PCR Protocols // Methods in Molecular Biology*. 2003. Vol. 226. P. 341–346.
- Dlugosch K.M., Parker I.M. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions // *Molecular Ecology*. 2008. Vol. 17. P. 431–449.
- Frankham R. Resolving the genetic paradox in invasive species // *Heredity*. 2005. Vol. 94. P. 385.
- Geng Y-P., Pan X-Y., Xu C-Y., Zhang W-J, Li B., Chen J-K., Lu B-R., Song Z-P. Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats // *Biol. Invasions*. 2007. No. 9. P. 245–256. DOI 10.1007/s10530-006-9029-1
- Hagenblad J., Hülskötter J., Acharya K.P., Brunet J., Chabrierie O., Cousins S.A., Dar P.A., De Frenne P., Hermy M., Jamoneau A., Kolb A., Lemke I.H., Plue J., Reshi Z.A., Graae B.J. Low genetic diversity despite multiple introductions of the invasive plant species *Impatiens glandulifera* in Europe // *BMC genetics*. 2015. Vol. 16. P. 1–16.
- Hall T.A. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows95/98/NT // *Nucleic Acids Symp.* 1999. Ser. 41. P. 95–98.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 1996. Vol. 351, no. 1345. P. 1291–1298.
- Hollingsworth M.L., Bailey J.P. Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese knotweed) // *Bot. J. Linn. Soc.* 2000. Vol. 133. P. 463–472.
- Hufbauer R.A., Sforza R. Multiple introductions of two invasive *Centaurea* taxa into North America // *Diversity and Distributions*. 2008. Vol. 14. P. 252–261.
- Kang M., Buckley Y.M., Lowe A.J. Testing the role of genetic factors across multiple independent invasions of the shrub Scotch broom (*Cytisus scoparius*) // *Molecular Ecology*, 2007. Vol. 16. P. 4662–4673.
- Kornaś J., Kuc M. *Veronica filiformis* Smith – nowy we florze polskiej uciążliwy chwast lakowy // *Fragm. Flor. Geobot.* 1953. Bd. 1, no. 1. P. 81–85.
- Lavergne S., Molofsky J. Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2007. Vol. 104. P. 3883–3888.
- Lee C.E. Evolutionary genetics of invasive species // *Trends in ecology & evolution*. 2002. Vol. 17, no. 8. P. 386–391.
- Le Roux J.J., Wiczorek A.M., Wright M.G., Tran C.T. Super-genotype, global monoclonality defies the odds of nature // *PLoS ONE*. 2007. No. 2. e590.
- Le Roux J., Wiczorek A.M. Molecular systematics and population genetics of biological invasions: towards a better understanding of invasive species management // *Annals of Applied Biology*. 2009. T. 154, no. 1. C. 1–17.
- Mooney H.A., Cleland E.E. The evolutionary impact of invasive species // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2001. Vol. 98, no. 10. P. 5446–5451.
- Pappert R.A., Hamrick J.L., Donovan L.A. Genetic variation in *Pueraria lobata* (Fabaceae), an introduced, clonal, invasive plant of the southeastern United States // *American Journal of Botany*. 2000. Vol. 87, no. 9. P. 1240–1245.
- Parker I.M., Rodriguez J., Loik M.E. An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general purpose genotype in the weed *Verbascum thapsus* // *Conservation Biology*. 2003. Vol. 17. P. 59–72.
- Poulin J., Weller S.G., Sakai A.K. (2005) Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaii // *Diversity and Distributions*. No. 11. P. 241–247.
- Prentis P.J., Wilson J.R., Dormontt E.E., Richardson D.M., Lowe A.J. Adaptive evolution in invasive species // *Trends in plant science*. 2008. Vol. 13, no. 6. P. 288–294.
- Prentis P.J., Sigg D.P., Raghu S., Dhileepan K., Pavasovic A., Lowe A.J. Understanding invasion history: genetic structure and diversity of two globally invasive plants and implications for their management // *Diversity and Distributions*. 2009. Vol. 15, no. 5. P. 822–830.
- Ren M.X., Zhang Q.G., Zhang D.Y. Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China // *Weed Research*. 2005. Vol. 45. P. 236–244. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2005.00445.x>
- 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.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., ... Weller S.G. The population biology of invasive species // *Annual review of ecology and systematic*. 2001. Vol. 32, no. 1. P. 305–332.
- Scalone R., Albach D. Cytological evidence for gametophytic self-incompatibility in the genus *Veronica* // *Turkish Journal of Botany*. 2014. Vol. 38, no. 1. P. 197–201.
- Scalone R., Albach D.C. Degradation of sexual reproduction in *Veronica filiformis* after introduction to Europe // *BMC Evolutionary Biology*. 2012. Vol. 12, no. 233. P. 1–19. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/233>
- Scheepens J.F., Veeneklaas R.M., Van de Zande L., Bakker J.P. Clonal structure of *Elytrigia atherica* along different successional stages of a salt marsh // *Mol. Ecol.* 2007. Vol. 16. P. 1115–1124.
- Shaw J., Lickey E., Beck J.T., Farmer S.B., Liu W., Miller J., Siripun K.C., Winder C.T., Schilling E.E., Small R.L. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis // *American Journal of Botany*. 2005. Vol. 92. P. 142–166.
- 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 Angio-

- sperms: The Tortoise and the Hare III // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94. P. 275–288.
- Smith A.L., Hodkinson T.R., Vilellas J., Catford J.A., Csergő A.M., Blomberg S.P. et al. Global gene flow releases invasive plants from environmental constraints on genetic diversity // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2020. Vol. 117, no. 8. P. 4218–4227.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11 // Mol. Biol. Evol. 2021. Vol. 38. P. 3022–3027.
- Thaler I. Morphologisches über *Veronica filiformis* Smith und ihre Verwandten // Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität Graz. Horn: Verlag F. Berger & Söhne, 1951. S. 216–226. www.biologiezentrum.at.
- Ward S.M., Gaskin J.F., Wilson L.M. Ecological genetics of plant invasion: what do we know? // Invasive Plant Science and Management. 2008. Vol. 1, no. 1. P. 98–109.
- Wen J., Zimmer E. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): Inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Molec. Phylogen. Evol. 1996. Vol. 6. P. 167–177.

GENETIC POLYMORPHISM OF *VERONICA FILIFORMIS* J.E. SMITH (PLANTAGINACEAE) IN THE NATURAL AND SECONDARY RANGE

© 2025 Galkina M.A.¹, Reshetnikova N.M.², Vinogradova Yu.K.³

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Science, Moscow, 127276

e-mail: ¹mawa.galkina@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3707-1473>

²n.m.reshet@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0662-8950>

³gbsad@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3353-1230>

Veronica filiformis is a Caucasian species that has been expanding its secondary range in Europe recent decades. The aim of the study was to restore the picture the settlement of *V. filiformis* in European Russia and to assess the genetic polymorphism of this species. DNA was isolated from 14 specimens of *V. filiformis* from the natural range (Turkey, Georgia, Abkhazia, the North Caucasus and its foothills in Russia) and 14 specimens from the secondary range (European part of Russia and some European countries). The analysis of variability of *V. filiformis* specimens by both nuclear and chloroplast DNA showed that variability according to chloroplast markers is higher than revealed by nuclear markers both in the natural and secondary habitats. The genetic variability of chloroplast DNA was higher in the center of the European part of Russia, close to the region of initial introduction. The data obtained indicate active micro-evolutionary processes in the secondary range of the species and confirm that the current secondary range of *V. filiformis* in Russia is the consequence of only one case of unintentional introduction and subsequent active adaptation of the species to new environmental conditions.

Key words: *Veronica filiformis*, ITS 1–2, rpl32–trnL, trnL–trnF, Caucasus, microevolution.