УДК 575.2+581.524:582.998
DOI: 10.35102/cbg.2025.28.40.002

МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОЦЕНКА КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТИ *ERIGERON CANADENSIS* L. В РАЗЛИЧНЫХ БИОТОПАХ ВТОРИЧНОГО АРЕАЛА

Виноградова Ю.К. [1*], Куклина А.Г. [1], Галкина М.А. [1], Котенко О.В. [2]

[1]*Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия*
[2]*Амурский филиал Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН, Благовещенск, Россия*
* *Автор для переписки* gbsad@mail.ru

АННОТАЦИЯ

Инвазионные виды растений являются очень хорошей моделью для изучения быстрых микроэволюционных изменений, происходящих во вторичном ареале. Модельный вид – *Erigeron canadensis* L. (Asteraceae) стал активно дичать в России с начала XIX столетия, и в настоящее время входит в тройку наиболее распространенных инвазионных видов. Целью данного исследования является оценка межпопуляционной изменчивости *E. canadensis* в широком диапазоне почвенно-климатических условий и выявление факторов, объясняющих быструю эволюцию конкурентных способностей этого вида в течение, по меньшей мере, двухсот смен поколений. В разных типах местообитаний в Москве, Московской области, Тульской, Курской, Орловской, Белгородской, Владимирской, Нижегородской, Амурской областях, Пермском и Ставропольском краях заложено 46 пробных площадок площадью 1 × 1 м. Для каждой площадки составляли список встреченных на ней видов и выбирали самый высокий экземпляр *E. canadensis*, у которого определяли длину вегетативной и генеративной части побега и число корзинок. Затем на учетной площадке размером 0,5 × 0,5 м вокруг самого высокого экземпляра срезали надземную часть всех растений и оценивали воздушно-сухую биомассу: самого высокого экземпляра *E. canadensis*, всех остальных экземпляров *E. canadensis* и всех сопутствующих видов, произраставших на площадке. Отмечена очень высокая межпопуляционная изменчивость фенотипических признаков: коэффициент вариации сухой надземной биомассы превышает 94 %, а коэффициент вариации числа корзинок – 95 %, что указывает на высокий адаптивный потенциал вида. Выявлена высокая положительная корреляция между числом корзинок и надземной биомассой растения. Сделан вывод, что во вторичном ареале *E. canadensis* испытал сильный движущий отбор и способен произрастать в разнообразных экотопах, что и объясняет его высокую фенотипическую изменчивость. *Erigeron canadensis* является эксплерентом с низкой конкурентной способностью, и его присутствие влияет на естественные фитоценозы лишь в незначительной степени: некоторый эффект конкуренции наблюдался только на 13 % площадок, на которых биомасса *E. canadensis* была выше, чем биомасса всех остальных сопутствующих видов. Устойчивых растительных группировок *E. canadensis* с другими видами ни в одном из освоенных им экотопов не выявлено. Большинство произраставших совместно с *E. canadensis* видов встречены единично, что противоречит гипотезам «Global competition» и «Invasional meltdown», согласно которым первоначально внедрившиеся в фитоценоз чужеродные виды «облегчают» инвазию в него другим чужеродным видам. Сделано общее заключение, что глобальному успеху инвазии *E. canadensis* способствовали высокая семенная продуктивность в сочетании с фенотипической пластичностью и высокой скоростью микроэволюции во вторичном ареале.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: изменчивость, инвазия, морфометрические признаки, Россия, чужеродный вид, *Conyza canadensis.*

Цитирование:

Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Галкина М.А., Котенко О.В. Межпопуляционная изменчивость и оценка конкурентоспособности *Erigeron canadensis* L. в различных биотопах вторичного ареала. *Нов. бюл. ГБС*. 2025 1(1–2): 24–36. DOI: 10.35102/cbg.2025.28.40.002

Редактор: И.А. Шанцер

Получена: 28.05.2025

Ревизия: 9.10.2025

Принята к публикации: 22.10.2025

Опубликована: 20.11.2025

© 2025 Авторы

INTERPOPULATION VARIABILITY AND ASSESSMENT OF COMPETITIVENESS OF *ERIGERON CANADENSIS* L. IN VARIOUS BIOTOPES OF THE SECONDARY DISTRIBUTION RANGE

Vinogradova Yu.K. [1]*, Kuklina A.G. [1], Galkina M.A. [1], Kotenko O.V. [2]

[1] Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
[2]Amur Branch of the Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Blagoveshchensk, Russia
** Author for correspondence gbsad@mail.ru*

ABSTRACT

Invasive plant species are an excellent model for studying rapid microevolutionary changes occurring in a secondary range. The model species, *Erigeron canadensis* L. (Asteraceae), began actively naturalizing in Russia at the beginning of the 19th century and is now one of the three most widespread invasive species. The aim of this study is to assess the inter-population variability of *E. canadensis* across a broad range of soil and climatic conditions and to identify the factors explaining the rapid evolution of this species' competitive abilities over at least two hundred generations. Forty six 1 × 1 m sample plots were established in different habitat types across Moscow, Moscow Region, and the Tula, Kursk, Oryol, Belgorod, Vladimir, Nizhny Novgorod, and Amur Regions, as well as the Perm and Stavropol Territories. For each plot, a list of all encountered species was compiled, and the tallest specimen of *E. canadensis* was selected. For this specimen, the length of the vegetative and generative parts of the shoot and the number of capitula were determined. Subsequently, the above-ground parts of all plants within a 0,5 × 0,5 m accounting plot around the tallest specimen were cut, and the air-dry biomass was assessed for: the tallest specimen of *E. canadensis*, all other specimens of *E. canadensis*, and all accompanying species growing within the plot. Very high inter-population variability of phenotypic traits was noted: the coefficient of variation for dry above-ground biomass exceeded 94 %, and for the number of capitula, it exceeded 95 %, indicating the high adaptive potential of the species. A strong positive correlation was revealed between the number of capitula and the plant's above-ground biomass. It was concluded that in its secondary range, *E. canadensis* has undergone strong directional selection and is capable of growing in diverse ecotopes, which explains its high phenotypic variability. *Erigeron canadensis* is an explerent with low competitive ability, and its presence affects natural phytocenoses only to a minor degree: some competitive effect was observed only on 13 % of the plots, where the biomass of *E. canadensis* was higher than the biomass of all other accompanying species. No stable plant groupings of *E. canadensis* with other species were found in any of the ecotopes it has colonized. Most species growing together with *E. canadensis* were encountered only sporadically, which contradicts the "Global competition" and "Invasional meltdown" hypotheses, which posit that initially established alien species "facilitate" the invasion of other alien species into the phytocenosis. A general conclusion was made that the global success of the *E. canadensis* invasion was facilitated by high seed productivity combined with phenotypic plasticity and a high rate of microevolution in the secondary range.

KEYWORDS: variability, invasion, morphometric traits, Russia, alien species, *Conyza canadensis*.

Citation:

Vinogradova Yu.K., Kuklina A.G., Galkina M.A., Kotenko O.V. 2025. Interpopulation variability and assessment of competitiveness of *Erigeron canadensis* L. in various biotopes of the secondary distribution range. *New Bull. MBG*. 2025 1(1–2): 24–36. DOI: 10.35102/cbg.2025.28.40.002

Editor: И.А. Шанцер

Received: 28.05.2025

Revision: 9.10.2025

Accepted: 22.10.2025

Published: 20.11.2025

© 2025 Authors

ВВЕДЕНИЕ

Инвазионные виды являются хорошей моделью для изучения процессов микроэволюции. До сих пор неясно, почему некоторые виды во вторичном ареале обретают способность произрастать в большей массе, чем в естественном ареале, и вытеснять аборигенные виды из природных растительных сообществ. Исследования быстрых микроэволюционных изменений в ходе инвазий растений сосредоточены, в основном, на сравнительном анализе представителей одного и того же вида в его естественном и вторичном ареале, поскольку повышение конкурентоспособности спонтанных популяций может возникать вследствие микроэволюционных изменений после первичной интродукции. Оценку негативного влияния конкуренции на жизненность отдельных особей и на состав растительных сообществ рекомендуется (Aschehoug et al., 2016) вести по следующим направлениям: (a) механизмы конкуренции, (b) конкурентное воздействие и ответная реакция, (c) прямые и косвенные эффекты конкуренции, (d) действие конкуренции на уровне популяции, и (e) биогеографические различия в конкуренции.

В качестве материала для исследования целесообразно отбирать растения, широко распространенные во вторичном ареале и имеющие короткий жизненный цикл и, следовательно, быструю смену поколений. Этим требованиям в полной мере отвечает мелколепестник канадский *Erigeron canadensis* L. = *Conyza canadensis* (L.) Cronquist. (Asteraceae).

Это североамериканское однолетнее растение завезено в ботанические сады Европы в XVII веке, и первая натурализовавшаяся популяция вида отмечена в окрестностях Нюрнберга уже в 1646 г. В XVIII веке вид был уже довольно широко распространен в Средней Европе (Hegi, 1979), а в настоящее время (Рис. 1) отмечен как инвазионный в 118 странах на всех континентах мира (GBIF, 2025). В Европе – это один из самых распространенных чужеродных видов – встречается в 47 странах, натурализовался в 33 (Lambdon et al., 2008; Morozova, Vinogradova, 2018).

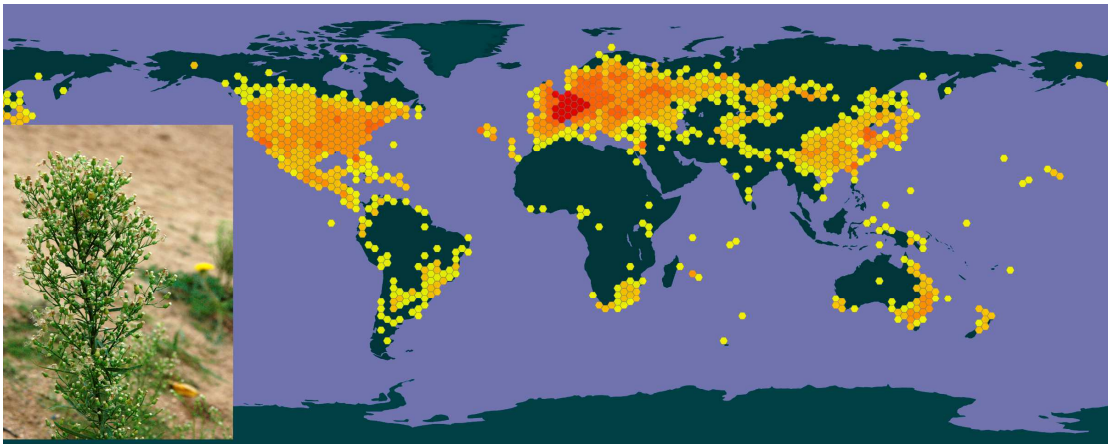

Рисунок 1. Современный ареал *Erigeron canadensis* по данным GBIF (январь 2025 г.).
Figure 1. The current range of *Erigeron canadensis* according to GBIF data (January 2025).

В России мелколепестник стал активно дичать с начала XIX столетия. Поскольку *E. canadensis* способен проходить полный цикл развития за один год, надо полагать,

что в настоящее время на территории нашей страны произрастает двухсотое поколение этого вида (Vinogradova, 2005).

В настоящее время *E. canadensis* вместе с *Acer negundo* и *Echinocystis lobata* входит в тройку наиболее распространенных инвазионных видов России и по итогам последней инвентаризации (Senator, Vinogradova, 2023) произрастает в 54 субъектах РФ всех 8 федеральных округов, причем в 6 федеральных округах отнесен к виду-трансформеру. *Erigeron canadensis* может развиваться как по озимому, так и по яровому циклу, встречается в разнообразных местообитаниях с нарушенным растительным покровом: на пустырях, полях и залежах, у дорог, на вырубках, а также по берегам рек, прудов и озер. Распространение семянок осуществляется ветром. *Erigeron canadensis* – очень лабильный вид. В неблагоприятных условиях (например, в трещинах асфальта) формируется всего несколько корзинок при высоте растения 10–15 см, а на богатых увлажненных субстратах вырастают экземпляры выше человеческого роста со многими тысячами корзинок (Majorov, Vinogradova, 2024).

Целью настоящего исследования является оценка межпопуляционной изменчивости *E. canadensis* в широком диапазоне почвенно-климатических условий и выявление факторов, объясняющих быструю эволюцию конкурентных способностей этого вида во вторичном ареале.

Рабочая гипотеза: *E. canadensis* конкурирует с другими видами, поэтому чем больше будет на площадке *E. canadensis* и, соответственно, выше его биомасса, тем меньшей будет биомасса остальных сопутствующих видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Схема опыта предложена группой исследователей (Lucas et al., 2024) по комплексному изучению *E. canadensis*, объединенных в международную сеть iCONNECT (integrative CONyza NEtwork for Contemporary Trait evolution), https://t.ly/DELmn.

В методику, однако, мы внесли ряд изменений, позволивших конкретизировать наши результаты: 1) измеряли не только общую высоту растений, а вегетативную и генеративную часть отдельно; 2) площадки закладывали не в однотипных экотопах по краю дороги, а, наоборот, в как можно более разнообразных экотопах; 3) сопутствующие растения на пробных площадках определяли до вида.

Исследованные образцы

Заложено 46 пробных площадок площадью 1 × 1 м в Москве (5 площадок: M1–M5), Московской области (11: MZ1–MZ5, MO1–MO4, MV1, ME1), Тульской (1: T1), Курской (2: K1, K2), Орловской (1: O1), Белгородской (1: B1), Владимирской (10: G1–G5, S1–S5), Нижегородской (2; N1, N2), Амурской (5: A1–A5) областях, Пермском (3: PE1–PE3) и Ставропольском краях (5: P1–P5). Площадки закладывали, по возможности, в разных типах местообитаний (Рис. 2). Для каждой площадки составляли список встреченных на ней видов. На площадке выбирали самый высокий экземпляр *E. canadensis* и измеряли у него длину вегетативной и генеративной части побега и подсчитывали число корзинок (методом полного пересчета). Затем на учетной площадке размером 0,5 × 0,5 м вокруг самого высокого экземпляра срезали ножницами надземную часть всех растений и в три бумажных пакета собирали: 1) самый высокий экземпляр *E. canadensis*; 2) все остальные экземпляры *E. canadensis;* 3) все остальные сопутст-

вующие виды, произраставшие на площадке. Собранные образцы сушили при комнатной температуре, а затем определяли их сухую биомассу, используя весы ВК-600 (Россия).

Статистический анализ данных

Статистическую обработку данных проводили при помощи программ PAST 5.0 (Hammer et al., 2001) для анализа методом главных компонент и подсчета корреляции различных показателей, и Microsoft Excel для остальных графиков и расчетов.



Рисунок 2. Учетные площадки в Амурской области: А1 (слева) и А3 (справа).
Figure 2. Studied plots in the Amur Region: A1 (left) and A3 (right).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Отмечена высокая приспособляемость *E. canadensis* к экологическим условиям произрастания: вид растет в широком диапазоне богатства и влажности почв – от бедных песчаных почв до богатых черноземов и от избыточно увлажненных экотопов до сухих щелей в асфальте и строительном мусоре (Приложение, Табл. 1А).

Высота генеративных особей *E. canadensis* варьировала в широком диапазоне – от 18 до 160 см (коэффициент вариации CV=41 %) (Рис. 3). Самые мелкие экземпляры были зафиксированы в Пятигорске, наиболее высокие – в Орловской области. Соцветие в среднем составляет 43 % от высоты растения, однако опять-таки в Пятигорске у двух экземпляров длина соцветия превышала длину базальной вегетативной части растений, и доля соцветия составляла 91 и 96 %, соответственно. Следовательно, при более теплых и сухих погодных условиях *E. canadensis* ускоряет ритм развития и раньше вступает в генеративный период.

Сухая надземная биомасса *E. canadensis* составляла в среднем 7,48±1,08 мг, варьируя от 0,36–0,66 мг в Пятигорске до 29,87 мг в Московской области (CV=94 %). Био-

масса положительно коррелирует с числом корзинок (r=0,85), общей высотой растения (r=0,76), слабее положительная корреляция с длиной соцветия (r=0,62).

Репродукционный потенциал *E. canadensis* достаточно высок (Рис. 4): число корзинок составило в среднем 709,9±102,5 (CV=95 %), варьируя от 20 (на сухой песчаной почве) до 2643 (на удобренной почве в посевах сои). Число корзинок, помимо биомассы растения, положительно коррелирует с длиной соцветия (r=0,53); более низкая положительная корреляция наблюдается и с общей высотой растений (r=0,45).

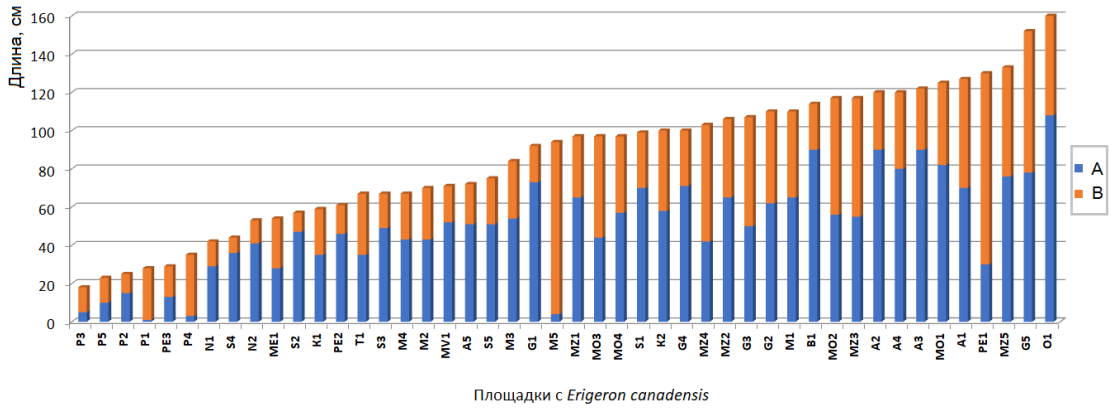

Рисунок 3. Соотношение вегетативной и генеративной части побега у самых высоких особей *Erigeron canadensis* на учетных площадках. A – вегетативная часть; B – генеративная часть.

Figure 3. The ratio of the vegetative and generative parts in the tallest individuals of *Erigeron canadensis* at the plots. A – vegetative part; B – generative part.

Выявленная нами очень высокая (CV≥90 %!) изменчивость показателей семенной продуктивности и биомассы растений во вторичном ареале указывает на высокий адаптивный потенциал *E. canadensis*.

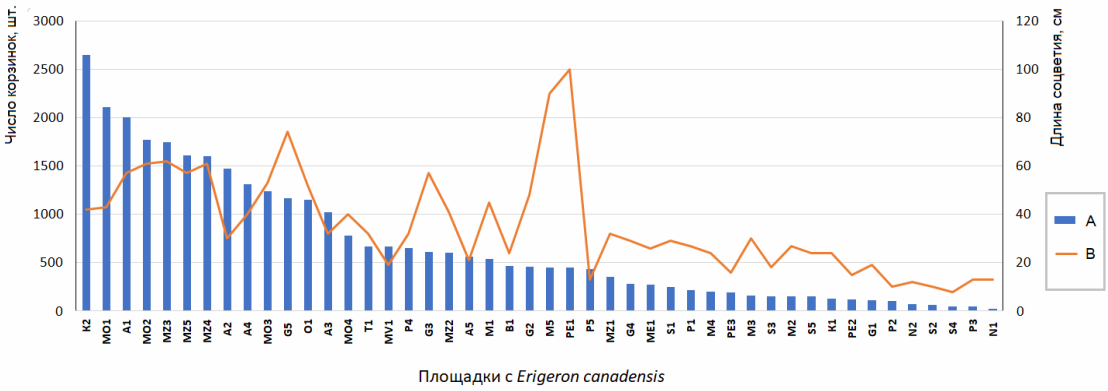

Рисунок 4. Изменчивость репродуктивных показателей *Erigeron canadensis.* A – число корзинок в соцветии, B – длина соцветия.

Figure 4. Variability of the reproductive parameters of *Erigeron canadensis*. A – number of capitula, B – lenght of inflorescense.

На всех 46 заложенных площадках выявлено 119 видов (10 инвазионных и 109 аборигенных), причем более половины из них (66) встречены единично, только на одной из 46 площадок (Приложение, Рис. 1А). Чаще всего в группировках с *E. canadensis*

встречались *Artemisia vulgaris* (16 площадок), *Taraxacum officinale* agg. (14), *Plantago major* (12) и *Trifolium repens* (10 площадок). Отмечено, что *E. canadensis* успешно произрастал как в рудеральных группировках, слагаемых только парой видов (площадка G1), так и в сообществах из 14 видов (площадка MZ5). Другие инвазионные виды встречались совместно с *E. canadensis* не часто: проростки *Acer negundo* – на 4 площадках, *Erigeron annuus* – на 3, *Solidago canadensis* – на 2 площадках. Единожды, только на одной площадке, отмечены инвазионные *Amaranthus retroflexus, Bidens frondosa, Matricaria discoidea, Impatiens parviflora, Lepidium densiflorum, Oenothera biennis* и *Solidago gigantea*. Эти данные противоречат гипотезам GC – «Global competition» (Colautti, Grigorovich, MacIsaac, 2006) и IM – «Invasional meltdown» (Simberloff, Holle, 1999), согласно которым чужеродные виды с большей вероятностью трансформируются в инвазионные, если они внедряются в естественные сообщества целой группой, пулом.

Сравнительный анализ воздушно-сухой биомассы всех растений *E. canadensis* и сопутствующих видов на площадке не подтвердил выдвинутую рабочую гипотезу: только на шести площадках (13 %) биомасса *E. canadensis* была выше, чем биомасса сопутствующих видов (Рис. 5). Следовательно, присутствие инвазионного вида влияет на продуктивность сопутствующих видов лишь в незначительной степени.

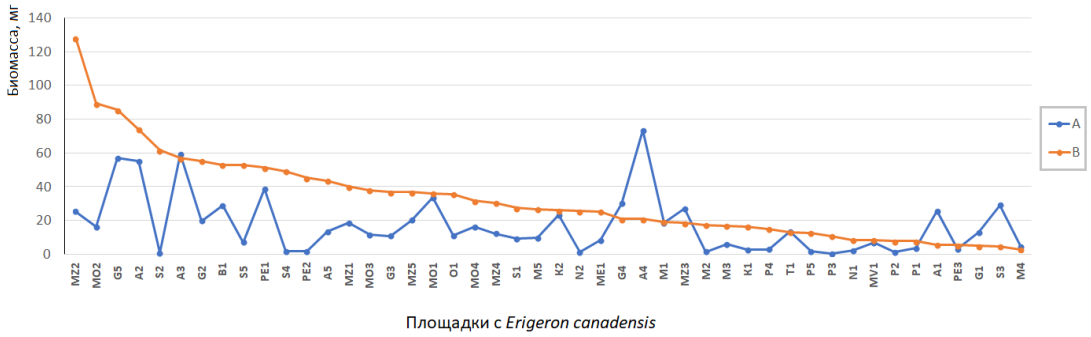

Рисунок 5. Соотношение воздушно-сухой биомассы всех растущих на пробной площадке особей *Erigeron canadensis* (A) и сопутствующих видов (B).
Figure 5. The ratio of air-dry biomass of all *Erigeron canadensis* individuals growing on the plot (A) and other plant species (B).

Для проверки этого утверждения мы провели дополнительные исследования: рядом с 9 площадками с наличием *E. canadensis*, обследовали еще 9 участков, на которых данный вид отсутствовал (Табл. 1). При попарном сравнении участков никаких закономерностей выявить не удалось – на четырех участках (MO1, MO2, MO3, MO4) биомасса травяного яруса была выше на той из пары площадок, на которой произрастал инвазионный *E. canadensis*, на других четырех участках (MV, ME, O1, K2), наоборот, биомасса травяного яруса была выше на той из пары площадок, на которой инвазионный *E. canadensis* отсутствовал, а на участке K1 по этому показателю площадки были близкими. Коэффициент линейной корреляции Пирсона между значениями биомассы травяного яруса на площадках с *E. canadensis* и без него показал отсутствие такой корреляции ($r=-0,08$, $p=0,84$). Не сказывалось присутствие инвазионного *E. canadensis* и на числе сопутствующих видов. На четырех участках (MO1, MO2, MO3, ME) число видов было выше на той из пары площадок, на которой произрастал инвазионный *E. canadensis*. На трех площадках (MV, O1, K1), наоборот, число видов

было выше на той из пары площадок, на которой инвазионный *E. canadensis* отсутствовал. На двух участках (MO4, K2) по этому показателю площадки не различались. Корреляции между числом выявленных на площадке видов и присутствием на ней *E. canadensis* также установить не удалось (r=0,22, p=0,57).

Таблица 1. Сравнение участков с присутствием/отсутствием *Erigeron canadensis* по числу видов и по надземной биомассе.
Table 1. Comparison of the plots with the presence/absence of *Erigeron canadensis* on the species number and on the aboveground biomass.

Участок Plot	***E. canadensis* присутствует на участке *E. canadensis* is present at the plot**		***E. canadensis* отсутствует на участке *E. canadensis* is absent at the plot**	
	Общее число видов, шт. Species number	**Биомасса всех видов, мг Biomass of all species, mg**	**Общее число видов, шт. Species number**	**Биомасса всех видов, мг Biomass of all species, mg**
MO1	9	36,1	7	22,98
MO2	10	89,27	9	30,22
MO3	9	38,1	4	14,7
MO4	8	31,57	8	29,8
MV	4	8,47	5	32,56
ME	7	25,24	4	78,73
O1	6	35,68	8	82,42
K1	7	16,28	10	15,61
K2	8	25,94	8	48,51

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашей работы подтверждают вывод (Abhilasha, Joshi, 2009), что успех инвазии *E. canadensis* в Евразии обусловлен не каким-то одним признаком, а сочетанием признаков. Согласно полученным ими данным, аллелопатического воздействия на конкурирующую флору не наблюдается. *Erigeron canadensis* демонстрирует активный рост, в том числе интенсивный повторный рост после механического повреждения или повреждения вредителями и, прежде всего, усиленную семенную продуктивность – ключевой признак для однолетних растений (Abhilasha, Joshi, 2009).

Наше предыдущее исследование мелколепестника канадского (Vinogradova, 2005) методом создания интродукционной популяции из семян различного географического происхождения – от Вологды до Дели (Индия) – выявило высокую изменчивость биологических признаков вида. Отмечено, что в ходе натурализации *E. canadensis* выработал важнейшие адаптивные признаки: менее продолжительный период роста и более быстрое прохождение полного цикла развития по направлению с юга на север, что соответствует изменениям климатических условий вдоль широтного профиля. Из комплекса климатических факторов наибольшее влияние на ритм роста и развития *E. canadensis* оказывают температурные условия. Сумма эффективных температур, необходимая для наступления соответствующей фенофазы, тем выше, чем южнее находится популяция. Для одного географического образца она является постоянной и

почти не зависит от других погодных условий. Недостаточная сумма эффективных температур, накопленная за вегетационный сезон на широте Москвы, не позволяет южным образцам мелколепестника пройти полный цикл развития. Растения любого географического происхождения быстрее росли и вступали в стадию генеративного развития при 18-часовом световом дне, что позволяет назвать *E. canadensis* растением длинного дня. Причем чем далее к северу обитает его популяция, тем более продолжительного периода освещения требуют входящие в нее особи для полного прохождения жизненного цикла. У образцов из ашхабадской и ужгородской популяций при коротком дне жизненный цикл полностью завершили только несколько особей. Растения волгоградского и московского происхождения при коротком дне оказались вообще неспособными к образованию цветоносного побега и вегетировали в виде розеток. У растений, произрастающих в южной части вторичного ареала (в Центральной Азии) генетически закреплен признак яровой формы роста. Остальным образцам для вступления в генеративный период развития требуется стратификация семян (тогда они растут как однолетники). В противном случае наблюдается двухлетний цикл развития (Vinogradova, 2005).

Таким образом, было продемонстрировано, что инвазионный вид во вторичном ареале испытал сильный движущий отбор и сформировал клинальные вариации ряда признаков по температурному градиенту и градиенту продолжительности длины дня. Эти клинальные вариации объясняются микроэволюцией вида во вторичном ареале, а не множественной интродукцией предварительно адаптированных генотипов, поскольку амплитуда изменчивости климатических параметров во вторичном ареале намного шире, чем в естественном ареале вида.

К аналогичным выводам пришла и группа германских исследователей. Анализируя генетическое разнообразие и семенную продуктивность популяций *E. canadensis*, произрастающих в широком спектре природно-климатических условий, Ch. Rosche с коллегами (2019) обнаружили, что сравнение показателей между естественным и вторичным ареалом в целом затруднено в связи с высокой межпопуляционной изменчивостью в пределах как естественного, так и вторичного ареалов. Авторы генотипировали 26 аборигенных североамериканских и 26 инвазионных евроазиатских популяций по 12 микросателлитным локусам и, кроме того, зарегистрировали признаки 12 североамериканских и 13 евроазиатских популяций в полевых условиях и в эксперименте при посеве семян в однородные условия питомника. Генетическое разнообразие было очень низким, а уровень самооплодотворения – очень высоким. Инвазионные популяции превосходили аборигенные популяции в полевых условиях. Ни аборигенные, ни инвазионные популяции не представляли собой однородных групп, однако они сопоставимо реагировали на сходные климатические показатели в каждом ареале. Показано, что генетическая дифференциация и семенная продуктивность в гораздо большей степени коррелируют с климатическими условиями, из которых отобраны популяции, чем с принадлежностью образцов к естественному или вторичному ареалам. Был сделан вывод, что высокий уровень самооплодотворения и высокая семенная продуктивность в сочетании со способностью быстро адаптироваться к климатическим градиентам способствуют глобальному успеху этого сорного инвазионного вида (Rosche et al., 2019).

В нашей предыдущей работе (Galkina et al., 2022) подтвердился вывод Rosche et al. (2019) о низкой генетической изменчивости *E. canadensis*. Выявлено всего три хлоропластных гаплотипа (по участкам *rpl*32-*trn*L и *trn*L-*trn*F): в первый гаплотип вошел 1 образец из Владимирской области, во второй – один из образцов, собранных в Ярославской области, а в третий – остальные 7 образцов с территории европейской части России, а также все 16 образцов, собранных на Урале, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке. Это указывает на то, что, с одной стороны, полиморфизм популяций *E. canadensis* в европейской части России выше, чем в Сибири и на Дальнем Востоке, а с другой стороны, и в европейской части России внутри- и межпопуляционные различия не являются значительными, поскольку выявленные гаплотипы являются близкими между собой (Galkina et al., 2022). Полученные нами данные не противоречат результатам, полученным Rosche et al. (2019), и подтверждают наличие микроэволюционных изменений *E. canadensis* во вторичном ареале, но с превалированием модификационной изменчивости над генетической.

В данной работе мы продемонстрировали, что низкая генетическая изменчивость *E. canadensis* сочетается с очень высокой изменчивостью фенотипических признаков. По-видимому, успеху *E. canadensis* как инвазионного вида способствуют несколько механизмов, которые действуют независимо – это эффект основателя, микроэволюция во вторичном ареале и фенотипическая пластичность. Дальнейшие, более детальные, генетические исследования позволят получить ответ на вопрос, возникла ли дифференциация *E. canadensis* во вторичном ареале за счет преадаптации (и последующего отбора) при множественных интродукциях или возникла как ответ на изменение давления отбора во вторичном ареале.

В научной литературе неоднократно приводились ситуации, описываемые как «инвазионный обвал», при котором чужеродные виды, вторгшиеся в естественное сообщество ранее, способствовали появлению других, более поздних, инвазионных видов (Ricciardi, Maclsaac, 2000). С другой стороны, отмечалось, что инвазии в равной степени наблюдаются в растительных сообществах, как с высоким, так и с низким видовым разнообразием (Levine, D’Antonio, 1999; Levine, 2001). В наших опытах *E. canadensis* успешно произрастал в сообществах с различным видовым богатством – от 2 до 14 видов. Более того, устойчивых сочетаний сопутствующих видов не наблюдалось. Не выявлен и «пул» чужеродных видов, которые способствуют инвазии *E. canadensis* (или, наоборот, инвазии которых способствует *E. canadensis*). Это позволяет говорить, что во вторичном ареале *E. canadensis* так же, как и в естественном ареале в Северной Америке, является эксплерентом, и его экологическая стратегия заключается не в высокой конкурентоспособности, а в умении быстро захватывать свободное пространство.

Низкая конкурентоспособность *E. canadensis* отмечена также при исследовании растительности Израиля (Har-Edom, Sternberg, 2010). Некоторый эффект конкуренции выявлен только в одном (наиболее влагообеспеченном) растительном сообществе из четырех и только по одному признаку – надземной биомассе. По другим признакам (численности популяций аборигенных видов, видовому богатству естественных фитоценозов, семенной продуктивности) значимого конкурентного воздействия *E. canadensis* на естественные растительные сообщества не наблюдалось, и устойчивость местных фитоценозов к инвазии определялась абиотическими факторами.

ВЫВОДЫ

1. Низкая генотипическая изменчивость *E. canadensis*, выявленная нами ранее, сопровождается очень высокой изменчивостью фенотипических признаков: коэффициент вариации сухой надземной биомассы превышает 94 %, а коэффициент вариации числа корзинок – 95 %, что указывает на высокий адаптивный потенциал вида. Отмечена высокая положительная корреляция между числом корзинок и надземной биомассой растения. Явной закономерности распределения изученных морфометрических признаков по учетным площадкам не выявлено.

2. *Erigeron canadensis* во вторичном ареале испытывает сильный движущий отбор и способен произрастать в самых разнообразных экотопах и по температурному градиенту, и по градиенту продолжительности длины дня, и по градиенту влажности почвы, и по градиенту богатства почвы, что и объясняет его высокую фенотипическую изменчивость.

3. *Erigeron canadensis* является эксплерентом с низкой конкурентной способностью, и его присутствие влияет на естественные фитоценозы лишь в незначительной степени. Некоторый эффект конкуренции наблюдался только на 13 % площадок, на которых биомасса *E. canadensis* была выше, чем биомасса всех остальных сопутствующих видов.

4. *Erigeron canadensis* не формирует устойчивых группировок ни с аборигенными, ни с чужеродными видами ни в одном из освоенных им экотопов. Большинство произраставших совместно с *E. canadensis* видов встречены единично, что противоречит гипотезам «Global competition» и «Invasional meltdown», согласно которым чужеродные виды с большей вероятностью трансформируются в инвазионные, если они внедряются в естественные сообщества целой группой, пулом.

5. Глобальному успеху инвазии *E. canadensis* способствовали высокая семенная продуктивность в сочетании с фенотипической пластичностью и высокой скоростью микроэволюции во вторичном ареале, что позволяет виду быстро адаптироваться к разнообразным почвенно-климатическим условиям.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках государственного задания ГБС РАН по теме: «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения», № 122042600141-3 и государственного задания БСИ ДВО РАН по теме «Аборигенная и инвазионная флора Восточной Азии: трансформация в условиях возрастающей нагрузки на экосистемы», № 122040800085-4.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Abhilasha D., Joshi J. 2009. Enhanced fitness due to higher fecundity, increased defence against a specialist and tolerance towards a generalist herbivore in an invasive annual plant. *Journal of Plant Ecology*. 2(2): 77-86. DOI: 10.1093/jpe/rtp008

Aschehoug E.T., Brooker R., Atwater D.Z., Maron J.L., Callaway R.M. 2016. The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 47(1): 263-281. DOI: 10.11146/annurev-ecolsys-121415-032123

Colautti R.I., Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. 2006. Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions*. 8: 1023–1037. DOI: 10.1007/s1053 0-005-3735-y

Galkina M.A., Zelenkova V.N., Kurskoy A.Yu., Tretyakov M.Yu., Tokhtar V.K., Vinogradova Yu.K. 2022. Polymorphism of *Erigeron canadensis* L. along the Trans-Siberian Railway. *Ecosystem transformation.* 5(3): 76-83 (In Russian) [Галкина М.А., Зеленкова В.Н., Курской А.Ю., Третьяков М.Ю., Тохтарь В.К., Виноградова Ю.К. 2022. Полиморфизм *Erigeron canadensis* L. на протяжении Транссибирской магистрали. *Трансформация экосистем*. 5(3): 76-83. DOI:10.23859/estr-220222]

Global Biodiversity Information Facility (GBIF). *Erigeron canadensis.* [online] Available at: https://www.gbif.org/species/3146791. (Accessed on: 05.01.2024).

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.

Har-Edom O.L., Sternberg M. 2010. Invasive species and climate change: *Conyza canadensis* (L.) Cronquist as a tool for assessing the invasibility of natural plant communities along an aridity gradient. *Biological Invasions*. 12: 1953-1960. DOI: 10.1007/s10530-009-9640-z

Hegi G. 1979. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Compositae 1. Band VI. Teil 3. Berlin-Hamburg: Paul Parey. 366 s.

Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V. et al. 2008. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia*. 80 (2): 101–149.

Levine J.M. 2001. Local interactions, dispersal, and native and exotic plant diversity along a California stream. *Oikos.* 95 (3): 397-408. DOI: 10.1034/j.1600-0706.200.950304.x

Levine J.M., D'Antonio C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility. *Oikos*. 87(1): 15-26. DOI: 10.2307/3546992

Lucas M.S., Hensen I., Barratt C.D., Callaway R.M., Durka W., Lekberg Y., Nagy D.U., Onstein R.E., Shah M.A., van Dam N.M., Thoma A.E., Rosche C. 2024. Re-focusing sampling, design and experimental methods to assess rapid evolution by non-native plant species. *Biological Invasions.* 26: 1327-1343. DOI: 10.1007/s10530-024-03249-x

Mayorov S.R., Vinogradova Y.K. 2024. *Introduction to plant invasive biology*. Moscow: KMK Scientific Press. 165 p. (In Russian) [Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. 2024. *Введение в инвазионную биологию растений*. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 165 с.]

Morozova O.V., Vinogradova Yu.K. 2018. 21. *Erigeron canadensis* L., 1753 Small-finned Canadian (Canadian fleabane). *The most dangerous invasive species of Russia (Top 100*) / Ed. Dgebuadze Yu.Y., Petrosyan V.G., Khlyap L.A. Moscow: KMK Scientific Press. P. 137-141 (In Russian) [Морозова О.В., Виноградова Ю.К. 2018. 21. *Erigeron canadensis* L., 1753 Мелколепестник канадский (Canadian fleabane). *Самые опасные инвазионные виды Россиии (Топ-100)* / Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. М.: Товарищество науч. изд. КМК. С. 137-141].

Ricciardi A., Maclsaac H.J. 2000. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology and Evolution*. 15 (2): 62-65.

Rosche C., Hensen I., Schaar A., Zehra U., Jasieniuk M., Callaway R.M., Khasa D.P., et al. 2019. Climate outweighs native vs. nonnative range-effects for genetics and common garden per-

formance of a cosmopolitan weed. *Ecological Monographs*. 89(4): e01386. DOI: 0.1002/ecm.1386

Senator S.A., Vinogradova Yu.K. 2023. Invasive plants of Russia: results of inventory, peculiarities of distribution, and management issues. *Biology Bulletin Reviews*. 13(6): 681–690 DOI: 10.1134/S2079086423060130 [Сенатор С.А., Виноградова Ю.К. 2023. Инвазионные растения России: результаты инвентаризации, особенности распространения и вопросы управления. *Успехи современной биологии.* 143(4): 1–10. DOI: 10.31857/S0042132423040099]

Simberloff D., Holle B.V. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*. 1, 21–32.

Vinogradova Yu.K. 2005. Experimental study of invasive populations of *Conyza canadensis* (L.) Cronquist. *Bulletin of the Main Botanic Garden*. 189: 53-76. (In Russian). [Виноградова Ю.К. 2005. Экспериментальное изучение инвазионных популяций мелколепестника канадского *Conyza canadensis* (L.) Cronquist. *Бюллетень Главного ботанического сада*. 189: 53-76]