

БОТАНИКА

BOTANY

УДК 575.858:582.998.1(476)

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *SOLIDAGO CANADENSIS* L. s. l. В БЕЛАРУСИ

В. Н. ТИХОМИРОВ¹⁾, И. А. РОВЕНСКАЯ²⁾

¹⁾Белорусский государственный университет, пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Беларусь

²⁾Международный государственный экологический институт им. А. Д. Сахарова
Белорусского государственного университета, ул. Долгобродская, 23/1, 220070, г. Минск, Беларусь

Изучена изменчивость 22 морфологических признаков в 5 популяциях *Solidago canadensis* L. s. l., произрастающих в г. Минске и его окрестностях. Сравнение полученных данных с ранее опубликованной информацией по характеру и диапазону изменчивости североамериканских таксонов *Solidago* subsect. *Triplinerviae* показало, что обитающие на территории Республики Беларусь растения по совокупности морфологических признаков не могут быть однозначно отнесены ни к одному из североамериканских видов. По сравнению с последними представителями белорусских популяций имеют существенно более мощный габитус (большие средние высота растения, длина и во многих популяциях ширина средних стеблевых листьев, чаще всего более крупное соцветие), промежуточные по сравнению с *S. canadensis* s. str. и *S. altissima* s. str. и достоверно отличающиеся от обоих североамериканских видов длину корзинки и длину трубчатых цветков, у них значительно длиннее наружные листочки обертки, короче отгибы ложноязычковых цветков, крупнее завязи ложноязычковых цветков (но короче их хохолки), заметно меньшее число трубчатых цветков в корзинке. Зубцы трубчатых цветков в корзинке крупнее по сравнению с *S. canadensis* s. str. и *S. altissima* s. str. Полученные данные подтверждают точку зрения Х. Шольца, согласно которой инвазивные золотарники, широко распространяющиеся в настоящее время по всей территории Европы, имеют европейское происхождение. Вероятнее всего, они либо являются стабилизировавшимися гибридами, возникшими в ходе селекции благодаря скрещиванию нескольких североамериканских видов, либо образовались в результате спонтанной мутации и дальнейшего отбора в природных условиях.

Ключевые слова: *Solidago canadensis*; Беларусь; изменчивость; морфометрия.

Образец цитирования:

Тихомиров ВН, Ровенская ИА. Внутри- и межпопуляционная изменчивость *Solidago canadensis* L. s. l. в Беларуси. *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*. 2019;3:67–78.

<https://doi.org/10.33581/2521-1722-2019-3-67-78>

For citation:

Tikhomirov VN, Ravenskaya IA. Intra- and interpopulation variability of *Solidago canadensis* L. s. l. in Belarus. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2019;3:67–78. Russian.
<https://doi.org/10.33581/2521-1722-2019-3-67-78>

Авторы:

Валерий Николаевич Тихомиров – кандидат биологических наук, доцент; заведующий кафедрой ботаники биологического факультета.

Ирина Александровна Ровенская – кандидат биологических наук; доцент кафедры экологического мониторинга и менеджмента факультета мониторинга окружающей среды.

Authors:

Valery N. Tikhomirov, PhD (biology), docent; head of the department of botany, faculty of biology.

tikhomirov_v_n@list.ru; tikhomvn@bsu.by

<http://orcid.org/0000-0003-1822-0557>

Iryna A. Ravenskaya, PhD (biology); associate professor at the department of environmental monitoring and management, faculty of environmental monitoring.

<http://orcid.org/0000-0003-1813-7817>

INTRA- AND INTERPOPULATION VARIABILITY OF *SOLIDAGO CANADENSIS* L. s. l. IN BELARUS

V. N. TIKHOMIROV^a, I. A. RAVENSKAYA^b

^aBelarusian State University, 4 Niezaliežnasci Avenue, Minsk 220030, Belarus

^bInternational Sakharov Environmental Institute, Belarusian State University,
23/1 Daūhabrodskaja Street, Minsk 220070, Belarus

Corresponding author: V. N. Tikhomirov (tikhomirov_v_n@list.ru; tikhomvn@bsu.by)

The study of the variability of 22 morphological characters in 5 populations of *Solidago canadensis* L. s. l., growing in the city of Minsk and its environs, was carried out. Comparison of the obtained data with previously published information on the nature and range of variability of the North American taxa *Solidago* subsect. *Triplinerviae* showed that plants growing on the territory of the Republic of Belarus cannot be unambiguously assigned to any of the North American species by the combination of morphological characters. Compared to North American taxa, the plants of the studied populations have a significantly more powerful habitus (a large average plant height, longer and in many populations broader mid stem leaves, most often a larger inflorescence), intermediate in comparison with *S. canadensis* s. str. and *S. altissima* s. str. and significantly different from both North American species, the length of involucres and the length of tubular flowers, significantly longer outer phyllaries, shorter straps of ray florets, larger ovaries of ray florets, but their shorter pappus, a significantly smaller number of disc florets. The disc florets have significantly larger teeth compared to *S. canadensis* s. str. and *S. altissima* s. str. The data obtained confirm the point of view of Hildemar Scholz, according to which the invasive goldenrod, which is currently widely distributed throughout Europe, are of European origin. Most likely, they are either stabilized hybrids that arose during breeding due to the crossing of several North American species, or arose as a result of spontaneous mutation and further selection under natural conditions.

Keywords: *Solidago canadensis*; Belarus; variability; morphometric analysis.

Введение

Solidago subsect. *Triplinerviae* (Torr. & A. Gray) G. L. Nesom включает в себя 17–18 видов [1]. Данная подсекция объединяет виды золотарников, в естественных условиях широко распространенные в умеренной зоне Северной Америки. В свою очередь, они могут быть разделены на несколько более мелких комплексов, из которых наиболее часто встречается так называемый комплекс *Solidago altissima* L. s. l., включающий 4 близкородственных вида: *Solidago altiplanities* Taylor & Taylor, *Solidago juliae* G. L. Nesom, *Solidago altissima* L. и *Solidago canadensis* L.

Solidago altissima L. и *Solidago canadensis* L. – одно из самых старых растений, которые были интродуцированы в Европу из Северной Америки как декоративные [2]. Предполагается, что многие из популяций данных видов в Европе являются результатом «бегства из культуры» из ботанических садов, питомников декоративных растений или из старых усадеб [3]. Впервые как культивируемое растение *S. canadensis* L. s. l. был отмечен в Англии в 1645 г. [4]. Натурализация вида в Европе началась в середине XIX в., однако активно внедряясь в естественные сообщества он стал только в конце XX в. [5]. Известно, что в Беларуси вид выращивается уже более 100 лет, однако в одичавшем состоянии достоверно был отмечен только в 1975 г. [6]. Для второго вида, дичающего в Европе, в ряде источников использовалось название *S. altissima* [2; 7; 8], однако, как было недавно установлено, типичный *S. altissima* L. s. str. в Европе является крайне редким растением и достоверно отмечен только в Бельгии [9].

Одновременно с интродукцией дикорастущих видов в течение XIX и XX вв. велась довольно активная работа по селекции золотарников и их гибридизации. Так, на рубеже веков в каталогах ботанических садов и фирм Англии и Германии появились сорта Golden Wings (вероятно, самый старый европейский сорт [10]), Goldkind, Goldstrahl, Strahlenkrone. Примечательно, что в большинстве каталогов эти сорта указаны совместно с *S. canadensis* L. s. str., но под другими видовыми названиями: чаще всего либо *Solidago hybrida* hort., либо *Solidago cultorum* hort. Этим подчеркивается отличие данных сортов от типичного *S. canadensis* и их гибридное происхождение. Однако уже к 1930-м гг. названия *S. hybrida* и *S. cultorum* практически исчезли из обихода, а большинство сортов золотарников стали рассматриваться как принадлежащие *S. canadensis*. Особо следует подчеркнуть, что примерно в это время начала отмечаться натурализация *S. canadensis* в Европе [2].

Изучение морфологических признаков и характера их изменчивости в инвазивных популяциях *S. canadensis* s. l. в разных европейских регионах [7; 11–13] показало ряд существенных отличий от таких, приводимых в различных справочных изданиях для североамериканских растений. Поэтому было

высказано предположение, что в настоящее время в Европе распространен и широко дичает не исходный североамериканский вид, а гибридогенные таксоны неясного происхождения [11]. К сожалению, до недавнего времени не было возможности провести корректное сравнение европейских и североамериканских растений ввиду отсутствия достоверной статистически значимой информации о характере и пределах варьирования морфологических признаков исходного вида. Только в 2015 г. появилась работа с очень детальным анализом североамериканских популяций комплекса *S. altissima* L. s. l. [14].

Для того чтобы подтвердить или опровергнуть предположение о наличии существенных различий между европейскими и североамериканскими видами *S. canadensis* s. l., мы проанализировали морфологическую изменчивость инвазивных золотарников, встречающихся на территории г. Минска и его окрестностей. Были изучены выборки из 5 популяций *S. canadensis* L. s. l. и проведено сравнение полученных результатов с недавно опубликованными данными по изменчивости морфологических признаков *S. altissima* L. s. l. (*S. altissima* var. *altissima*, *S. altissima* var. *gilvocanescens*, *S. altissima* var. *pluricephala*) и *S. canadensis* L. s. l. (*S. canadensis* var. *canadensis* и *S. canadensis* var. *hargeri*) в пределах их естественного ареала в Северной Америке [14].

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 5 популяций *S. canadensis* L. s. l., собранных в Минске и его окрестностях:

- pop_1 – Минская область, граница Минского и Дзержинского районов, в 100 м северо-западнее от трассы Минск – Дзержинск. Вдоль проселочной дороги с трассы к садовому товариществу «Радист», по краю поля. 16.08.2014 г. В. Н. Тихомиров, И. А. Ровенская;
- pop_2 – г. Минск, микрорайон Запад-3, лесопарк «Медвежино». 09.09.2014 г. А. К. Храмцов;
- pop_3 – г. Минск, микрорайон Уручье, на опушке леса. 25.07.2014 г. С. В. Костюк;
- pop_4 – г. Минск, между автовокзалом Юго-Запад и забором Минского комбината силикатных изделий. По склону оврага. 01.09.2014 г. В. Н. Тихомиров, И. А. Ровенская;
- pop_5 – г. Минск, микрорайон Брилевичи-1. Пустырь на стройке у станции метро «Малиновка». 01.09.2014 г. В. Н. Тихомиров, И. А. Ровенская.

Растения собирались в фазе полного цветения и начала плодоношения. С куста брался один хорошо развитый неповрежденный побег. Расстояние между растениями не менее 1 м для исключения вероятности сбора образцов из одного вегетативного клона.

В основе морфологического анализа – комплекс признаков, использованный в работе по изменчивости *S. canadensis* s. l. и *S. altissima* s. l. в Северной Америке [14], так как с результатами указанного исследования в дальнейшем проводилось сравнение полученных нами данных. Анализировались 22 признака вегетативной и генеративной сферы:

STMHT (height of the stem from base to the top of the inflorescence) – высота растения, см;

MLFLN (mid stem leaf length) – длина среднего стеблевого листа, мм;

MLFLW (mid stem leaf width) – ширина среднего стеблевого листа, мм;

MLFSERNUM (number of serrations on one side of a mid stem leaf, side with the most) – число зубцов с одной стороны среднего стеблевого листа, шт.;

ULFLN (upper stem leaf length) – длина верхнего стеблевого листа, мм;

ULFW (upper stem leaf width) – ширина верхнего стеблевого листа, мм;

ULFSERNUM (number of serrations on one side of a upper stem leaf, side with the most) – число зубцов с одной стороны верхнего стеблевого листа, шт.;

CAPL (length of inflorescence from tip to base of lowest branch) – длина соцветия от места отхождения нижней ветви до верхушки, см;

CAPW (width of pressed and dried inflorescence at widest point) – ширина соцветия, см;

INVOLHT (height of involucre from base to tip of longest phyllary) – высота обертки от основания до верхушки самых длинных листочков обертки, мм;

OPHYLL (length of outer phyllary) – длина наружных листочек обертки, мм;

IPHYLL (length of inner phyllary) – длина внутренних листочек обертки, мм;

RAYNUM (number of ray florets) – число ложноязычковых цветков в корзинке, шт.;

RSTRAPL (length of the ray strap, lamina) – длина отгиба ложноязычкового цветка, мм;

RSTRAPW (width of the ray strap, lamina) – ширина отгиба ложноязычкового цветка, мм;

RACHBL (length of the ray floret ovary at anthesis) – длина завязи ложноязычковых цветков, мм;

RPABL (length of the ray floret pappus at anthesis) – длина хохолка ложноязычковых цветков, мм;

DISCNUM (number of disc florets) – число трубчатых цветков в корзинке, шт.;

DCORL (length of the disc floret corolla in total) – длина околоцветника трубчатого цветка, мм;

DLOBL (length of the disc floret lobes) – длина зубцов трубчатого цветка, мм;

DACHBL (length of the ray floret ovary at anthesis) – длина завязи трубчатого цветка, мм;

DPAPL (length of the ray floret pappus at anthesis) – длина хохолка трубчатого цветка, мм.

Высоту растения и размеры соцветия определяли с точностью до 1 см, размеры листьев – с точностью до 0,5 мм. Величину корзинки и цветков находили при помощи стереомикроскопа Carl Zeiss (Германия) и автоматической системы обработки изображений *Altami Studio 3.0* с точностью до 0,01 мм. На побеге измерялось по 3 листа в средней и верхней его части непосредственно под соцветием. Корзинки и цветки измеряли в 10-кратной повторности, полученные данные усредняли и вовлекали в дальнейший анализ.

Ввиду того что для североамериканских таксонов нам были известны только средние значения признаков и ошибка среднего, апостериорный анализ полученных данных и выделение однородных подмножеств проводились с использованием рангового критерия Дункана [15; 16].

Результаты и их обсуждение

Анализ изменчивости изученных морфологических признаков вегетативной и генеративной сферы растения показал, что наиболее надежными показателями, которые могут быть использованы при разграничении *S. altissima* L. и *S. canadensis* L., являются ширина средних и верхних стеблевых листьев, размеры соцветия, длина обертки и внутренних листочек обертки, длина и ширина язычка у ложноязычковых цветков, длина трубчатых цветков в корзинке, длина хохолка у ложноязычковых и трубчатых цветков [14]. Сравнительный анализ морфологической изменчивости белорусских популяций выявил их существенные отличия по ряду признаков от обоих североамериканских таксонов (таблица).

Групповые средние значения признаков всех изученных популяций, включенных в анализ

Group means of the means of feature of all studied populations included in the analysis

Признак	Pop_1 (n = 23)	Pop_2 (n = 26)	Pop_3 (n = 21)	Pop_4 (n = 27)	Pop_5 (n = 21)
STMHT	$\underline{132,13 \pm 17,64}$ 94,70–161,00	$\underline{105,25 \pm 24,21}$ 64,50–142,50	$\underline{154,93 \pm 15,23}$ 124,00–181,5	$\underline{108,72 \pm 19,57}$ 77,50–154,50	$\underline{102,40 \pm 14,02}$ 81,00–124,00
MLFLN	$\underline{96,91 \pm 15,06}$ 57,00–123,00	$\underline{87,54 \pm 18,00}$ 51,00–117,00	$\underline{103,76 \pm 15,13}$ 65,00–130,00	$\underline{93,43 \pm 16,54}$ 70,00–140,00	$\underline{122,33 \pm 29,58}$ 77,00–172,00
MLFLW	$\underline{12,15 \pm 1,96}$ 8,50–16,00	$\underline{12,85 \pm 3,59}$ 7,00–19,00	$\underline{14,90 \pm 2,66}$ 11,00–21,00	$\underline{14,19 \pm 2,79}$ 9,00–20,00	$\underline{19,90 \pm 5,53}$ 11,00–28,00
MLFSERNUM	$\underline{8,13 \pm 3,32}$ 1,00–13,00	$\underline{8,58 \pm 4,21}$ 3,00–17,00	$\underline{3,43 \pm 3,08}$ 0–8,00	$\underline{7,22 \pm 2,31}$ 4,00–13,00	$\underline{6,64 \pm 1,50}$ 4,00–9,00
ULFLN	$\underline{67,87 \pm 18,17}$ 35,00–103,00	$\underline{58,92 \pm 15,23}$ 33,00–103,00	$\underline{79,95 \pm 16,09}$ 52,00–110,00	$\underline{69,04 \pm 19,41}$ 43,00–115,00	$\underline{63,67 \pm 15,59}$ 32,00–95,00
ULFW	$\underline{10,26 \pm 2,28}$ 6,00–15,00	$\underline{9,38 \pm 2,94}$ 5,00–16,00	$\underline{12,43 \pm 2,54}$ 7,00–18,00	$\underline{10,93 \pm 2,42}$ 7,00–17,00	$\underline{12,29 \pm 2,87}$ 6,00–17,00
ULFSERNUM	$\underline{5,17 \pm 3,79}$ 0,00–17,00	$\underline{4,42 \pm 2,94}$ 0–9,00	$\underline{1,33 \pm 2,03}$ 0–7,00	$\underline{3,74 \pm 1,93}$ 0–8,00	$\underline{2,26 \pm 1,55}$ 0,00–5,00
CAPL	$\underline{27,32 \pm 7,26}$ 11,00–40,00	$\underline{20,06 \pm 7,90}$ 11,5–39,00	$\underline{29,88 \pm 9,12}$ 15,50–47,00	$\underline{22,04 \pm 5,73}$ 11,00–34,00	$\underline{23,67 \pm 7,55}$ 12,00–43,00
CAPW	$\underline{19,18 \pm 4,32}$ 8,50–26,00	$\underline{14,38 \pm 6,56}$ 5,50–30,00	$\underline{14,10 \pm 3,58}$ 8,50–20,00	$\underline{15,43 \pm 3,96}$ 9,00–23,00	$\underline{15,40 \pm 5,63}$ 5,00–27,00
INVOLHT	$\underline{2,61 \pm 0,24}$ 2,33–3,05	$\underline{2,60 \pm 0,41}$ 1,84–3,33	$\underline{2,34 \pm 0,33}$ 1,62–2,81	$\underline{2,52 \pm 0,29}$ 1,71–2,97	$\underline{3,07 \pm 0,30}$ 2,50–3,60
OPHYLL	$\underline{1,09 \pm 0,28}$ 0,58–1,75	$\underline{1,12 \pm 0,22}$ 0,79–1,53	$\underline{1,18 \pm 0,26}$ 0,78–1,82	$\underline{1,23 \pm 0,23}$ 0,75–1,62	$\underline{1,09 \pm 0,16}$ 0,80–1,30
IPHYLL	$\underline{1,87 \pm 0,32}$ 1,17–2,33	$\underline{2,03 \pm 0,33}$ 1,40–2,68	$\underline{1,96 \pm 0,34}$ 1,37–2,82	$\underline{2,04 \pm 0,27}$ 1,46–2,49	$\underline{2,65 \pm 0,22}$ 2,30–3,10
RAYNUM	$\underline{11,09 \pm 1,59}$ 7,00–14,00	$\underline{9,80 \pm 1,89}$ 6,00–14,00	$\underline{11,00 \pm 1,90}$ 8,00–15,00	$\underline{11,15 \pm 2,33}$ 8,00–17,00	$\underline{11,62 \pm 1,83}$ 8,00–15,00
RSTRAPL	$\underline{0,76 \pm 0,17}$ 0,45–1,04	$\underline{1,09 \pm 0,26}$ 0,61–1,58	$\underline{1,09 \pm 0,27}$ 0,57–1,78	$\underline{1,07 \pm 0,17}$ 0,69–1,37	$\underline{1,12 \pm 0,10}$ 1,00–1,40

Окончание таблицы
Ending table

Признак	Pop_1 (n = 23)	Pop_2 (n = 26)	Pop_3 (n = 21)	Pop_4 (n = 27)	Pop_5 (n = 21)
RSTRAPW	$0,19 \pm 0,06$ 0,11–0,37	$0,19 \pm 0,06$ 0,11–0,33	$0,18 \pm 0,05$ 0,06–0,26	$0,23 \pm 0,07$ 0,13–0,38	$0,27 \pm 0,03$ 0,20–0,30
RACHBL	$0,75 \pm 0,29$ 0,35–1,67	$0,69 \pm 0,19$ 0,40–1,05	$0,71 \pm 0,22$ 0,39–1,11	$0,68 \pm 0,19$ 0,30–1,06	$0,78 \pm 0,13$ 0,60–1,00
RPAPL	$1,68 \pm 0,35$ 0,47–2,22	$1,94 \pm 0,30$ 1,40–2,52	$1,61 \pm 0,26$ 1,09–2,12	$1,75 \pm 0,22$ 1,20–2,20	$1,97 \pm 0,19$ 1,60–2,30
DISCNUM	$4,70 \pm 1,29$ 3,00–7,00	$4,24 \pm 1,16$ 3,00–7,00	$4,05 \pm 1,24$ 2,00–7,00	$4,33 \pm 1,27$ 2,00–8,00	$5,71 \pm 1,23$ 4,00–8,00
DCORL	$2,57 \pm 0,25$ 2,21–3,04	$2,57 \pm 0,27$ 1,92–3,19	$2,53 \pm 0,29$ 2,07–3,16	$2,49 \pm 0,20$ 2,00–2,89	$2,70 \pm 0,21$ 2,30–3,10
DLOBL	$0,64 \pm 0,16$ 0,45–1,11	$0,74 \pm 0,18$ 0,42–1,22	$0,74 \pm 0,17$ 0,52–1,15	$0,74 \pm 0,19$ 0,32–1,12	$0,81 \pm 0,11$ 0,50–1,00
DACHBL	$0,66 \pm 0,15$ 0,42–0,99	$0,62 \pm 0,17$ 0,33–1,05	$0,67 \pm 0,18$ 0,41–1,21	$0,77 \pm 0,20$ 0,43–1,29	$0,80 \pm 0,09$ 0,60–0,90
DPAPL	$1,99 \pm 0,15$ 1,69–2,26	$2,17 \pm 0,36$ 1,35–3,02	$1,80 \pm 0,30$ 1,28–2,63	$1,92 \pm 0,26$ 1,45–2,44	$2,16 \pm 0,22$ 1,70–2,50

Примечание. В числителе – среднее значение и стандартное отклонение, в знаменателе – интервал варьирования.

Высота растения (STMHT). Ранговый критерий Дункана показывает, что по данному показателю анализируемые выборки разбиваются на 5 достоверно различающихся подмножеств. Первое подмножество представлено разновидностями *S. altissima* и *S. canadensis* var. *canadensis*. Средние значения в данной группе колеблются от 80,1 см для *S. altissima* var. *gilvacanescens* до 93,0 см у *S. altissima* var. *pluricephala*. В состав второго подмножества, полностью пересекающегося с первым и третьим, входят *S. canadensis* var. *canadensis*, *S. altissima* var. *pluricephala* и pop_5. Третье подмножество включает pop_5, pop_2, pop_4 и *S. canadensis* var. *hargeri*. Средние значения в этой группе колеблются от 102,40 см у pop_5 до 110,5 см у *S. canadensis* var. *hargeri*. Четвертое и пятое подмножества образованы pop_1 (средняя высота стебля 132,13 см) и pop_3 (средняя высота стебля 154,93 см) соответственно. Как видно из представленных данных, белорусские популяции золотарников имеют более высокие средние значения высоты стебля по сравнению с североамериканскими таксонами. Эта же особенность была отмечена Е. Вебером при изучении 23 европейских популяций [7]. Однако анализ диапазона варьирования данного признака показывает, что в целом наблюдаемая разница формируется в первую очередь за счет уменьшения диапазона варьирования высоты, а также за счет больших минимальных значений данного признака у белорусских растений по сравнению с североамериканскими. Максимальная высота при этом у североамериканских и белорусских растений различается не столь сильно.

Длина среднего стеблевого листа (MLFLN). По данному показателю в соответствии с ранговым критерием Дункана анализируемые выборки разбиваются на 5 частично пересекающихся подмножеств. Первое подмножество представлено разновидностями *S. altissima* и *S. canadensis* var. *canadensis*. Средние значения в этой группе колеблются от 62,6 мм для *S. altissima* var. *gilvacanescens* до 74,1 мм у *S. altissima* var. *altissima*. В состав второго подмножества входят pop_2, *S. canadensis* var. *hargeri*, pop_4, pop_1 и pop_3. Средние величины варьируют от 87,54 мм у pop_2 до 103,76 мм у pop_3. В состав третьего подмножества входит только pop_5 со средним значением 122,33 мм. Как видно из представленных результатов, белорусские популяции золотарников в целом имеют значительно более длинные средние стеблевые листья, что согласуется с данными Е. Вебера для центральноевропейских популяций (в среднем $(126,0 \pm 23,2)$ мм с диапазоном варьирования 65–207 мм).

Ширина среднего стеблевого листа (MLFLW). Ранговый критерий Дункана показывает, что по указанному показателю анализируемые выборки разбиваются на 4 подмножества. Первое подмножество представлено *S. canadensis* var. *canadensis*, которая имеет самые узкие средние стеблевые листья (средняя ширина 8,4 мм при размахе варьирования 3,4–12,2 мм) и по этому показателю достоверно отличается от других анализируемых групп. В состав второго подмножества входят все остальные североамериканские таксоны, а также pop_1 и pop_2. Средние значения в данной группе колеблются от 11,0 мм у *S. altissima* var. *altissima* до 13,3 мм у *S. canadensis* var. *hargeri*. Третье подмножество включает pop_4 и pop_3 со

средними величинами признака 14,19 и 14,90 мм соответственно. В состав четвертого подмножества входит только pop_5 со средним значением 19,90 мм. Таким образом, белорусские популяции золотарников по этому признаку либо не отличаются от *S. altissima* L. и *S. canadensis* var. *hargeri*, либо имеют еще более широкие листья. Популяций с узкими листьями, которые характерны для *S. canadensis* var. *canadensis*, нами обнаружено не было. Для центральноевропейских популяций также характерны очень широкие листья ((19,0 ± 4,2) мм при диапазоне варьирования от 8 до 35 мм) [7].

Число зубцов с одной стороны среднего стеблевого листа (MLFSERNUM). По этому показателю исследуемые выборки разбиваются на 3 подмножества. Первое подмножество представлено только pop_3, которая имеет наименее зубчатые листья (в среднем 3,43 зубца при диапазоне варьирования 0–8 зубцов). Во второе подмножество вошли все разновидности *S. altissima*, *S. canadensis* var. *canadensis*, а также pop_5 и pop_4. Их средние значения варьируют от 5,9 зубца у *S. altissima* var. *gilvocanescens* до 7,22 зубца у pop_4. Третье подмножество, слабо ограниченное от второго, образуют разновидности *S. canadensis*, а также pop_4, pop_1 и pop_2. Диапазон варьирования в этом подмножестве – от 7,0 зубца у *S. canadensis* var. *canadensis* до 8,7 зубца у *S. canadensis* var. *hargeri*.

Длина верхнего стеблевого листа (ULFLN). По данному показателю в соответствии с ранговым критерием Дункана исследуемые выборки разбиваются на 4 подмножества. Первое подмножество представлено североамериканскими таксонами. Средние значения в данной группе колеблются от 41,7 мм для *S. altissima* var. *gilvocanescens* до 49,8 мм у *S. canadensis* var. *hargeri*. В состав второго подмножества входят pop_2 и pop_5 со средними величинами 58,92 и 63,67 мм соответственно. Третье подмножество, частично пересекающееся со вторым, включает pop_5, pop_1 и pop_4. Средние значения в данной группе колеблются от 63,67 мм у pop_5 до 69,04 мм у pop_4. В состав четвертого подмножества входит только pop_3 со средним значением 79,95 мм. Как видно из представленных данных, белорусские популяции золотарников имеют значительно более длинные верхние стеблевые листья и достоверно отличаются по этому признаку от североамериканских таксонов.

Ширина верхнего стеблевого листа (ULFW). По рассматриваемому признаку исследуемые выборки разбиваются на 7 подмножеств. Первое подмножество представлено *S. canadensis* var. *canadensis* (5,7 мм). Во второе подмножество вошли остальные североамериканские таксоны. Средние значения в данной группе колеблются от 7,2 мм у *S. altissima* var. *altissima* до 8,4 мм у *S. altissima* var. *gilvocanescens*. Третье подмножество представлено *S. altissima* var. *gilvocanescens* и pop_2 и является связующим между североамериканскими таксонами и белорусскими популяциями. Подмножества с четвертого по седьмое представлены белорусскими популяциями и последовательно связаны друг с другом. Их средние значения колеблются от 9,38 мм у pop_2 до 12,43 мм у pop_3. Так же как и для предыдущего признака, белорусские популяции имеют большую ширину верхнего стеблевого листа и достоверно отличаются от большинства североамериканских таксонов (особенно от *S. canadensis* var. *canadensis*).

Число зубцов с одной стороны верхнего стеблевого листа (ULFSERNUM). Признак ранее считался одним из видоспецифичных при разграничении *S. canadensis* и *S. altissima* [1]. При этом для *S. canadensis* указываются сильно зубчатые верхние стеблевые листья, а у *S. altissima* – от слабозубчатых до цельнокрайних. В то же время приведенные в более поздней работе [7] данные показывают, что по указанному признаку отсутствуют достоверные различия между североамериканскими таксонами этой группы (за исключением *S. altissima* var. *altissima*, которая достоверно отличается от остальных разновидностей *S. altissima* и от *S. canadensis* var. *hargeri*). Белорусские растения по рассматриваемому признаку варьируют от очень сильно зубчатых (средние значения – 4,42 зубца у pop_2 и 5,17 зубца у pop_1) до почти цельнокрайних (в среднем 1,33 зубца на лист в pop_3 и 2,26 зубца у pop_5). Такое постепенное изменение значения признака обеспечивает формирование континуума, при котором крайние значения достоверно различаются между собой, однако связаны серией промежуточных вариантов.

Длина соцветия от места отхождения нижней ветви до верхушки (CAPL). По данному показателю в соответствии с ранговым критерием Дункана анализируемые выборки разбиваются на 4 частично пересекающихся подмножества. Первое подмножество представлено *S. canadensis* var. *canadensis*, которая имеет самые короткие соцветия (12,7 см). Второе подмножество включает остальные североамериканские таксоны, а также pop_2 и pop_4 (средние значения – от 17,2 см у *S. altissima* var. *gilvocanescens* до 22,04 см у pop_4). Третье подмножество, частично пересекающееся со вторым, включает pop_2, pop_4 и pop_5 (20,06; 22,04 и 23,67 см соответственно). Четвертое подмножество представлено pop_1 и pop_3 (27,32 и 29,88 см соответственно). Как видно, белорусские популяции золотарников в целом имеют более длинные соцветия по сравнению с североамериканскими таксонами, что согласуется с данными из [7].

Ширина соцветия (CAPW). По этому признаку исследуемые выборки разбиваются на 4 связанных подмножества, которые сильно пересекаются друг с другом. Первое подмножество включает североамериканские таксоны (за исключением *S. canadensis* var. *hargeri*). Средние значения в данной группе

колеблются от 9,2 см у *S. canadensis* var. *canadensis* до 12,6 см у *S. altissima* var. *altissima*. Второе подмножество, сильно пересекающееся с первым, представлено *S. altissima* var. *pluricephala*, *S. altissima* var. *gilvocanescens*, *S. altissima* var. *altissima*, pop_3 и pop_2. Средние значения в группе колеблются от 11,1 см у *S. altissima* var. *pluricephala* до 14,38 см у pop_2. Третье подмножество, сильно пересекающееся со вторым и частично с первым, включает *S. altissima* var. *altissima*, pop_3, pop_2, pop_5, pop_4 и *S. canadensis* var. *hargeri*. Средние значения колеблются от 12,6 см у *S. altissima* var. *altissima* до 16,0 см у *S. canadensis* var. *hargeri*. Четвертое подмножество содержит только pop_1, имеющую самые широкие соцветия (19,18 см). Так же как и для предыдущего признака, белорусские популяции в целом имеют более высокие значения ширины соцветия по сравнению с североамериканскими таксонами (за исключением *S. canadensis* var. *hargeri*). Согласно Е. Веберу [7], центральноевропейские популяции в среднем обладают еще более широкими соцветиями ((23 ± 8) см с размахом варьирования 3–54 см).

Высота обертки от основания до верхушки самых длинных листочеков обертки (INVOLHT). Признак является одним из видоспецифичных и позволяет надежно разграничить *S. canadensis* и *S. altissima* [14]. По данному признаку исследуемые выборки разбиваются на 6 подмножеств, частично связанных между собой. Первое подмножество включает *S. canadensis* var. *canadensis* и pop_3, имеющие обертки в 2,10 и 2,34 мм соответственно. Второе подмножество, пересекающееся с первым, представлено pop_3, *S. canadensis* var. *hargeri* и pop_4 (2,34; 2,40 и 2,52 мм соответственно). В третье подмножество, пересекающееся со вторым, входят *S. canadensis* var. *hargeri*, pop_4, pop_2 и pop_1. Средние значения в данной группе колеблются от 2,4 мм у *S. canadensis* var. *hargeri* до 2,61 мм у pop_1. Четвертое подмножество содержит только *S. altissima* var. *gilvocanescens* с обертками 2,9 мм высотой. Пятое подмножество включает pop_5 с обертками в 3,07 мм. Шестое подмножество с самыми крупными обертками содержит *S. altissima* var. *altissima* и *S. altissima* var. *pluricephala* (по 3,5 мм). Как видно из представленных данных, большинство белорусских популяций золотарников имеют обертки, по размерам занимающие промежуточное положение между типичными *S. canadensis* и *S. altissima*. Такая же картина изменчивости характерна и для центральноевропейских популяций (средняя высота корзинки – (2,9 ± 0,25) мм с размахом варьирования 2,3–3,5 мм).

Длина наружных листочеков обертки (OPHYLL). По данному признаку исследуемые выборки разбиваются на 2 практически полностью пересекающихся подмножества. Достоверные различия отмечены только между *S. canadensis* var. *hargeri* и pop_5 (длина наружных листочеков обертки 1,06 и 1,09 мм соответственно), с одной стороны, и *S. altissima* var. *altissima* и pop_4 (1,2 и 1,23 мм соответственно) – с другой.

Длина внутренних листочеков обертки (IPHYLL). Признак является одним из видоспецифичных при разграничении типовых разновидностей *S. canadensis* и *S. altissima* [14]. По этому признаку исследуемые выборки разбиваются на 2 непересекающихся подмножества. Первое подмножество представлено разновидностями *S. canadensis*, pop_1 – pop_4 и *S. altissima* var. *gilvocanescens*. Средние значения в данной группе колеблются от 1,8 мм у *S. canadensis* var. *canadensis* до 2,1 мм у *S. altissima* var. *gilvocanescens*. В состав второго подмножества входят *S. altissima* var. *altissima*, *S. altissima* var. *pluricephala* (средние значения признака – по 2,6 мм) и pop_5 (2,65 мм).

Число ложноязычковых цветков в корзинке (RAYNUM). По данному признаку исследуемые выборки разбиваются на 3 частично пересекающихся подмножества. Первое подмножество представлено североамериканскими таксонами. Средние значения в данной группе колеблются от 7,6 цветка у *S. altissima* var. *pluricephala* до 9,7 цветка у *S. altissima* var. *altissima*. В состав второго подмножества входят *S. altissima* var. *altissima*, pop_2 (в среднем 9,8 цветка) и pop_3 (в среднем 11,00 цветка). Третье подмножество включает исключительно белорусские выборки (в среднем от 11,00 цветка у pop_3 до 11,62 цветка у pop_5). Как видно из представленных данных, белорусские популяции золотарников имеют большее количество ложноязычковых цветков в корзинке по сравнению с североамериканскими таксонами, причем существенно различаются не только средние величины признака, но и его диапазон варьирования. Так, минимальные значения у североамериканских таксонов варьируют от 2 ложноязычковых цветков в корзинке у *S. altissima* var. *pluricephala* до 6 цветков у *S. canadensis* var. *canadensis*, максимальные – от 11,8 цветка у *S. altissima* var. *pluricephala* и *S. altissima* var. *gilvocanescens* до 13,8 цветка у *S. altissima* var. *pluricephala*. В белорусских популяциях минимальное число варьирует от 6 цветков в pop_2 до 8 цветков в pop_3, pop_4 и pop_5. Диапазон варьирования максимального значения признака – от 14 цветков в pop_1 и pop_2 до 17 цветков в pop_4. В центральноевропейских популяциях наблюдается такая же картина: среднее число ложноязычковых цветков 10,4 ± 1,66 с диапазоном варьирования 5–15 цветков [7].

Длина отгиба ложноязычкового цветка (RSTRAPL). По рассматриваемому признаку исследуемые выборки разбиваются на 6 частично пересекающихся подмножеств. Первое подмножество представлено pop_1 (длина отгиба 0,76 мм). Второе подмножество содержит разновидности *S. canadensis*

(0,87 мм у var. *canadensis* и 0,9 мм у var. *hargeri*). В третье подмножество входят оставшиеся белорусские выборки: длина отгиба в среднем от 1,07 мм у pop_4 до 1,12 мм у pop_5. Четвертое подмножество практически полностью пересекается с третьим и отличается от него отсутствием pop_4 и наличием *S. altissima* var. *gilvocanescens* (длина отгиба 1,2 мм). Пятое и шестое подмножества включают разновидности *S. altissima* (var. *gilvocanescens* и var. *altissima* в пятом подмножестве; var. *altissima* и var. *pluricephala* с длиной отгиба 1,3 и 1,4 мм соответственно в шестом подмножестве). Как видно из представленных данных, белорусские популяции золотарников имеют отгиб ложноязычковых цветков либо достоверно более короткий по сравнению с *S. canadensis*, либо промежуточный по длине между *S. canadensis* и *S. altissima* и при этом достоверно отличающийся от североамериканских таксонов.

Ширина отгиба ложноязычкового цветка (RSTRAPW). По указанному признаку исследуемые выборки разбиваются на 4 частично пересекающихся подмножества. Первое подмножество представлено pop_3, pop_1, pop_2 и *S. canadensis* var. *canadensis*. Средние значения в данной группе колеблются от 0,18 мм у pop_3 до 0,19 мм у pop_1 и pop_2. Второе подмножество включает pop_4, *S. canadensis* var. *hargeri*, *S. altissima* var. *pluricephala* и pop_5. Средние значения в этой группе изменяются от 0,23 мм у pop_4 до 0,27 мм у *S. altissima* var. *pluricephala* и pop_5. Третье подмножество представлено *S. canadensis* var. *hargeri*, *S. altissima* var. *altissima*, pop_5, *S. altissima* var. *pluricephala* и полностью пересекается со вторым и четвертым подмножествами. Четвертое подмножество включает *S. altissima* var. *pluricephala* и *S. altissima* var. *gilvocanescens* со средними значениями 0,29 и 0,31 мм соответственно. Таким образом, белорусские популяции золотарников по рассматриваемому признаку либо неотличимы от *S. canadensis* var. *canadensis*, либо близки к *S. canadensis* var. *hargeri* и *S. altissima* var. *altissima*.

Длина завязи ложноязычковых цветков (RACHBL). По данному признаку все изученные выборки достоверно не отличаются друг от друга.

Длина хохолка ложноязычковых цветков (RPAPL). По этому признаку исследованные выборки разделяются на 4 непересекающихся подмножества. Первое подмножество включает *S. canadensis* var. *canadensis*, pop_3, *S. canadensis* var. *hargeri*, pop_1 и pop_4. Средние значения в данной группе колеблются от 1,6 мм у *S. canadensis* var. *canadensis* до 1,75 мм у pop_4. Второе подмножество представлено pop_2 и pop_5 со средними значениями 1,94 и 1,97 мм соответственно. Третье подмножество содержит только *S. altissima* var. *gilvocanescens* со средним значением 2,4 мм. В четвертое подмножество входят *S. altissima* var. *altissima* и *S. altissima* var. *pluricephala* со средними значениями признака 2,8 и 2,9 мм соответственно. Как видно, белорусские популяции золотарников по данному признаку либо близки к *S. canadensis*, либо занимают промежуточное положение между этим таксоном и *S. altissima*.

Число трубчатых цветков в корзинке (DISCNUM). По рассматриваемому признаку исследуемые выборки разделяются на 2 непересекающихся подмножества. Первое подмножество включает все североамериканские таксоны, а также pop_1 – pop_4. Средние значения в этой группе колеблются от 3,9 шт. у *S. canadensis* var. *hargeri* до 4,7 шт. у *S. altissima* var. *gilvocanescens*. Второе подмножество включает только pop_5 со средним значением 5,71 трубчатого цветка в корзинке.

Длина околоцветника трубчатого цветка (DCORL). Признак является одним из видоспецифичных для разграничения *S. canadensis* и *S. altissima* [14]. По этому признаку исследуемые выборки разбиваются на 4 частично пересекающихся подмножества. Первое подмножество представлено *S. canadensis* var. *canadensis*, pop_4, *S. canadensis* var. *hargeri*, pop_3, pop_1 и pop_2. Средние значения в данной группе колеблются от 2,3 мм у *S. canadensis* var. *canadensis* до 2,57 мм у pop_2. Второе подмножество практически полностью пересекается с первым и отличается от него отсутствием *S. canadensis* var. *canadensis* и наличием pop_5 (длина трубчатого цветка 2,70 мм). Третье подмножество включает только *S. altissima* var. *gilvocanescens* со средним значением 3,1 мм. В состав четвертого подмножества входят остальные разновидности *S. altissima* (3,7 мм у var. *altissima* и 3,9 мм у var. *pluricephala*). Как видно из представленных данных, растения белорусских популяций по рассматриваемому признаку занимают промежуточное положение между *S. canadensis* и *S. altissima*, в большей степени уклоняясь в сторону *S. canadensis*. Стоит отметить, что, согласно Е. Веберу [7], центральноевропейские популяции по этому признаку еще более близки к *S. altissima* ($(3,6 \pm 0,33)$ мм с диапазоном варьирования 2,6–4,8 мм).

Длина зубцов трубчатого цветка (DLOBL). Признак является одним из видоспецифичных для разграничения *S. canadensis* и *S. altissima* [14]. По указанному признаку все изученные выборки разбиваются на 4 частично пересекающихся подмножества. Первое подмножество представлено *S. canadensis* var. *canadensis*, которая имеет самые короткие зубцы трубчатых цветков (в среднем 0,53 мм). В состав второго подмножества входят pop_1, *S. canadensis* var. *hargeri*, pop_2, pop_4 и pop_3 (средние значения – от 0,64 мм у pop_1 до 0,74 мм у pop_3). Третье подмножество, пересекающееся со вторым и четвертым, включает pop_2, pop_4, pop_3, *S. altissima* var. *altissima*, pop_5 и *S. altissima* var. *pluricephala* (средние значения – от 0,74 мм у pop_2 до 0,83 мм у *S. altissima* var. *pluricephala*). Четвертое подмножество содержит разновидности *S. altissima* и pop_5. Средняя длина зубцов трубчатого цветка в данной группе

колеблется от 0,77 мм у *S. altissima* var. *altissima* до 0,85 мм у *S. altissima* var. *gilvocanescens*. Таким образом, по данному признаку белорусские популяции достоверно отличаются от *S. canadensis* var. *canadensis* и близки к *S. altissima*, достоверно не отличаясь от *S. altissima* var. *altissima* и *S. altissima* var. *pluricephala*.

Длина завязи трубчатого цветка (DACHBL). По этому признаку исследуемые выборки разбиваются на 3 существенно пересекающихся подмножества. Первое подмножество представлено pop_2, pop_1, pop_3, *S. canadensis* var. *hargeri*, *S. altissima* var. *gilvocanescens*, *S. altissima* var. *altissima* и *S. canadensis* var. *canadensis*. Средние значения признака в данной группе колеблются от 0,62 мм у pop_2 до 0,74 мм у *S. canadensis* var. *canadensis*. Второе подмножество включает pop_1, pop_3, все североамериканские таксоны, а также pop_4, *S. gilvocanescens*, *S. altissima* var. *altissima* и *S. canadensis* var. *canadensis*. Средние значения признака колеблются от 0,66 мм у pop_1 до 0,77 мм у pop_4. Третье подмножество представлено разновидностями *S. altissima*, *S. canadensis* (var. *canadensis* и var. *pluricephala*), pop_4 и pop_5. Средняя длина завязи трубчатого цветка колеблется от 0,72 мм у *S. altissima* var. *gilvocanescens* до 0,80 мм у pop_5. Как видно из представленных данных, растения белорусских популяций по указанному признаку занимают крайние положения по отношению к *S. canadensis* и *S. altissima*, имея либо слишком мелкие, либо слишком крупные завязи, хотя и в одном, и в другом случае достоверно не отличаются от североамериканских таксонов. Анализ диапазонов варьирования этого признака в белорусских и североамериканских выборках также свидетельствует о их сходстве.

Длина хохолка трубчатого цветка (DPAPL). Признак является одним из видоспецифичных для разграничения *S. canadensis* и *S. altissima* [14]. По рассматриваемому признаку исследуемые выборки разбиваются на 4 частично пересекающихся подмножества. Первое подмножество представлено *S. canadensis* var. *hargeri*, pop_3, *S. canadensis* var. *canadensis*, pop_4 и pop_1. Средние значения в данной группе колеблются от 1,79 мм у *S. canadensis* var. *hargeri* до 1,99 мм у pop_1. Второе подмножество частично пересекается с первым и содержит белорусские популяции (pop_4, pop_1, pop_5 и pop_2). Средние величины в группе варьируют от 1,92 мм у pop_4 до 2,17 мм у pop_2. Третье и четвертое подмножества, включающие только разновидности *S. altissima*, не пересекаются со вторым подмножеством, но частично пересекаются между собой. Средние значения в них колеблются от 2,6 мм у var. *gilvocanescens* до 3,3 мм у var. *pluricephala*. *S. altissima* var. *altissima* с длиной хохолка трубчатых цветков, в среднем равной 3,0 мм, занимает промежуточное положение и входит в состав как третьего, так и четвертого подмножества. Исходя из представленных результатов, можно заключить, что растения белорусских популяций по данному признаку занимают промежуточное положение между *S. canadensis* и *S. altissima*, в большей степени уклоняясь в сторону *S. canadensis*.

Проведенный анализ изменчивости морфологических признаков растений золотарника в популяциях, произрастающих в окрестностях г. Минска, показал их значительный полиморфизм. Сравнение морфологических показателей белорусских растений с данными по изменчивости североамериканских видов *S. canadensis* L. и *S. altissima* L. свидетельствует о том, что обитающие на территории Беларуси растения совмещают в себе признаки как одного, так и другого вида. Так, от *S. altissima* L. все белорусские популяции не отличались по таким видоспецифичным признакам, как ширина среднего стеблевого листа, ширина верхнего стеблевого листа, длина внутренних листочков обертки, а значительная их часть – по длине соцветия от места отхождения нижней ветви до верхушки и его ширине. Признаками, общими для произрастающих в нашей стране популяций и *S. canadensis* L., являются ширина отгиба ложноязычкового цветка, длина хохолка трубчатого цветка и (частично) длина трубчатого цветка.

Помимо сходства с *S. canadensis* и *S. altissima*, нами были выявлены значительные отличия белорусских золотарников как от одного, так и от другого вида. Так, растения, обитающие в г. Минске, по сравнению с североамериканскими имеют существенно более мощный габитус (большая средняя высота растения, более длинные и во многих популяциях более широкие средние стеблевые листья, чаще всего более крупное соцветие), промежуточные и достоверно отличающиеся от обоих североамериканских видов длины корзинки и трубчатых цветков. У белорусских растений значительно длиннее наружные листочки обертки, короче отгибы ложноязычковых цветков, крупнее завязи ложноязычковых цветков, но короче их хохолки, намного меньшее число трубчатых цветков в корзинке. Трубчатые цветки в корзинке имеют существенно более крупные зубцы по сравнению с таковыми у *S. canadensis* s. str. и *S. altissima* s. str.

Таким образом, произрастающие на территории Республики Беларусь популяции, традиционно относимые к *S. canadensis* или *S. altissima*, по совокупности морфологических признаков не могут быть отнесены ни к одному, ни к другому североамериканскому виду. Это подтверждает точку зрения Х. Шольца [11], согласно которой инвазивные золотарники, широко распространяющиеся в настоящее время по

всей территории Европы, имеют европейское происхождение. При этом высокоустойчивые формы, которые в дальнейшем стали распространяться самостоятельно, вероятнее всего, либо являются стабилизовавшимися гибридами, образовавшимися в результате селекции благодаря скрещиванию нескольких североамериканских видов, либо возникли в ходе спонтанного мутационного процесса и дальнейшего отбора в природных условиях.

Заключение

Вопросы более высокой инвазибельности гибридов, по сравнению с родительскими видами, давно обсуждаются учеными (см., например, [17–22]). В настоящее время накоплена обширная информация о большей инвазивной активности гибридов различных рангов по сравнению с родительскими таксонами. Так, инвазионные популяции печально известного борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) представляют собой сорта, либо отселектированные из исходного вида, например Успех и Северянин [23], либо полученные в результате межвидовой гибридизации [24–26]. Гибридное происхождение имеют большинство инвазивных таксонов рода *Helianthus* [27–29]. Изучение видов рода *Tamarix*, проведенное в США и Канаде, показало, что *T. chinensis* и *T. ramosissima*, которые, как предполагалось ранее, являются наиболее широко распространенными инвазивными видами этого рода в Северной Америке, на самом деле имеют ограниченное распространение, а роль основного инвайдера выполняет их гибрид [30]. Изучение инвазии *Myriophyllum spicatum* L. в Северной Америке также показало, что спонтанный гибрид, образовавшийся в результате гибридизации с аборигенным *M. sibiricum* Kom., имеет гораздо более высокую степень инвазибельности [31; 32]. Все это, а также достоверно подтвержденное наличие морфологических различий между *Solidago canadensis* в пределах его естественного ареала и европейскими популяциями позволяют нам рассматривать европейские высокоинвазивные растения золотарников из группы *S. canadensis* s. l. в качестве самостоятельного таксона, в настоящее время практически не взаимодействующего с родительским видом. Необходимо дальнейшее изучение изменчивости данной группы не только на морфологическом, но и на молекулярно-генетическом уровне для определения таксономического статуса европейских популяций, их происхождения и степени обособленности от североамериканского *S. canadensis* s. str.

Библиографические ссылки

1. Semple JC, Cook RE. *Solidago* Linnaeus. In: Flora of North America Editorial Committee. Flora of North America. Volume 20, Magnoliophyta: Asteridae. Part 2, Astereae and Senecioneae. New York: Oxford University Press; 2006. p. 107–166.
2. Weber E. The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *Journal of Biogeography*. 1998;25(1):147–154. DOI: 10.1046/j.1365-2699.1998.251119.x.
3. Kurtto A, Helynraita L. *Helsingin kasvit. Kukkivilta kiviltä metsän syliin*. Helsinki: City of Helsinki Environment Centre and Helsinki University Press; 1998. 400 p.
4. Kowarik I. *Biologische invasionen: Neophyten und neozoen in mitteleuropa*. Stuttgart: Ulmer; 2003.
5. Виноградова ЮК, Майоров СР, Хорун ЛВ. *Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России*. Москва: ГЕОС; 2010. 505 с.
6. Дубовик ДВ, Саулов АО. Североамериканские виды рода *Solidago* L. (Asteraceae) во флоре Беларуси. В: Парфенов ВИ, Ламан НА, редакторы. *Ботаника (исследования). Выпуск 46*. Минск: Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси; 2017. с. 18–26.
7. Weber E. Morphological variation of the introduced perennial *Solidago canadensis* L. *sensu lato* (Asteraceae) in Europe. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1997;123(3):197–210. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1997.tb01413.x.
8. Weber E. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. *Flora*. 2000;195(2):123–134. DOI: 10.1016/S0367-2530(17)30960-X.
9. Verlooove F, Zonneveld BJM, Semple JC. First evidence for the presence of invasive *Solidago altissima* (Asteraceae) in Europe. *Willdenowia*. 2017;47(1):69–75. DOI: 10.3372/wi.47.47107.
10. Burrows RL. Goldenrod: Plants with Multipurpose potential. *HortTechnology*. 2002;12(4):711–716. DOI: 10.21273/HORT-TECH.12.4.711.
11. Scholz H. Eine unbeschriebene anthropogene Goldrute (*Solidago*) aus Mitteleuropa. *Floristische Rundbriefe*. 1993;27(1):7–12.
12. Weber E, Schmid B. Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany*. 1998;85(8):1110–1121. DOI: 10.2307/2446344.
13. Stoll P, Egli P, Schmid B. Plant foraging and rhizome growth patterns of *Solidago altissima* in response to mowing and fertilizer application. *Journal of Ecology*. 1998;86(2):341–354. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1998.00263.x.
14. Semple JC, Rahman H, Bvosky S, Sorour MK, Kornobis K, Laphitz RL, et al. A multivariate morphometric study of the *Solidago altissima* complex and *S. canadensis* (Asteraceae: Astereae). *Phytoneuron*. 2015;10:1–31.
15. Duncan DB. Multiple Range and Multiple F Tests. *Biometrics*. 1955;11(1):1–42. DOI: 10.2307/3001478.
16. Saville DJ. Multiple Comparison Procedures: The Practical Solution. *The American Statistician*. 1990;44(2):174–180. DOI: 10.1080/00031305.1990.10475712.
17. Gray AJ. Do invading species have definable genetic characteristics? Philosophical. *Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*. 1986;314(1167):655–672. DOI: 10.1098/rstb.1986.0079.

18. Arnold ML, Hodges SA. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology and Evolution*. 1995;10(2):67–71. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)88979-X.
19. Whitham TG, Martinsen GD, Keim P, Floate KD, Dungey HS, Potts BM. Plant hybrid zones affect biodiversity: tools for a genetic-based understanding of community structure. *Ecology*. 1999;80(2):416–428. DOI: 10.1890/0012-9658(1999)080[0416:PHZA-BT]2.0.CO;2.
20. Ellstrand NC, Schierenbeck KA. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2000;97(13):7043–7050. DOI: 10.1073/pnas.97.13.7043.
21. Vilà M, Weber E, Antonio CMD. Conservation Implications of Invasion by Plant Hybridization. *Biological Invasions*. 2000;2(3):207–217. DOI: 10.1023/A:1010003603310.
22. Prentis PJ, Wilson JRU, Dormontt EE, Richardson DM, Lowe AJ. Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*. 2008;13(6):288–294. DOI: 10.1016/j.tplants.2008.03.004.
23. Лунева НН, Конечная ГЮ, Смекалова ТН, Чухина ИГ. О статусе вида борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden. на территории РФ. *Вестник защиты растений*. 2018;3(97):10–15.
24. Сацыперова ИФ. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения: Перспективы использования в народном хозяйстве. Ленинград: Наука; 1984. 223 с.
25. Демидов НМ, Сацыперова ИФ. Основные итоги селекционной работы с видами *Heracleum* L. *Растительные ресурсы*. 1989;25(4):504–512.
26. Jahodová Š, Trybush S, Pyšek P, Wade M, Karp A. Invasive species of *Heracleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history. *Diversity and Distributions*. 2007;13(1):99–114. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2006.00305.x.
27. Rieseberg LH, Kim S-C, Randell RA, Whitney KD, Gross BL, Lexer C, et al. Hybridization and the colonization of novel habitats by annual sunflowers. *Genetica*. 2007;129(2):149–165. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10709-006-9011-y>.
28. Bock DG, Kane NC, Ebert DP, Rieseberg LH. Genome skimming reveals the origin of the Jerusalem Artichoke tuber crop species: neither from Jerusalem nor an artichoke. *New Phytologist*. 2014;201(3):1021–1030. DOI: 10.1111/nph.12560.
29. Breton C, Кирю СД, Berville A, Анушкевич НЮ. Селекция топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) для нетрадиционного использования: ретроспектива, подходы и перспективы (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(5):940–951. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.5.940rus.
30. Gaskin JF, Schaal BA. Hybrid *Tamarix* widespread in U. S. invasion and undetected in native Asian range. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002;99(17):11256–11259. DOI: 10.1073/pnas.132403299.
31. Moody ML, Les DH. Geographic distribution and genotypic composition of invasive hybrid watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* × *M. sibiricum*) populations in North America. *Biological Invasions*. 2007;9(5):559–570. DOI: 10.1007/s10530-006-9058-9.
32. Grafe SF, Boutin C, Pick FR, Bull RD. A PCR-RFLP method to detect hybridization between the invasive Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) and the native northern watermilfoil (*Myriophyllum sibiricum*), and its application in Ontario lakes. *Botany*. 2015;93(2):117–121. DOI: 10.1139/cjb-2014-0135.

References

1. Semple JC, Cook RE. *Solidago* Linnaeus. In: Flora of North America Editorial Committee. *Flora of North America. Volume 20, Magnoliophyta: Asteridae. Part 2, Astereae and Senecioneae*. New York: Oxford University Press; 2006. p. 107–166.
2. Weber E. The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *Journal of Biogeography*. 1998;25(1):147–154. DOI: 10.1046/j.1365-2699.1998.251119.x.
3. Kurtto A, Helynraanta L. *Helsingin kasvit. Kukkivilta kiviltä metsän syliin*. Helsinki: City of Helsinki Environment Centre and Helsinki University Press; 1998. 400 p.
4. Kowarik I. *Biologische invasionen: Neophyten und neozoen in mitteleuropa*. Stuttgart: Ulmer; 2003.
5. Vinogradova YuK, Mayorov SR, Khorun LV. *Chernaya kniga flory Srednei Rossii. Chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii* [Black book of flora of Central Russia. Alien plants in ecosystems of Central Russia]. Moscow: GEOS; 2010. 505 p. Russian.
6. Dubovik DV, Saulov AO. [North American species of the genus *Solidago* L. (Asteraceae) in the flora of Belarus]. In: Parfenov VI, Laman NA, editors. *Botanika (issledovaniya)*. Vypusk 46 [Botany (research). Issue 46]. Minsk: Institut eksperimental'noi botaniki NAN Belarusi; 2017. p. 18–26. Russian.
7. Weber E. Morphological variation of the introduced perennial *Solidago canadensis* L. *sensu lato* (Asteraceae) in Europe. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1997;123(3):197–210. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1997.tb01413.x.
8. Weber E. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. *Flora*. 2000;195(2):123–134. DOI: 10.1016/S0367-2530(17)30960-X.
9. Verlooove F, Zonneveld BJM, Semple JC. First evidence for the presence of invasive *Solidago altissima* (Asteraceae) in Europe. *Willdenowia*. 2017;47(1):69–75. DOI: 10.3372/wi.47.47107.
10. Burrows RL. Goldenrod: Plants with Multipurpose potential. *HortTechnology*. 2002;12(4):711–716. DOI: 10.21273/HORT-TECH.12.4.711.
11. Scholz H. Eine unbeschriebene anthropogene Goldrute (*Solidago*) aus Mitteleuropa. *Floristische Rundbriefe*. 1993;27(1):7–12.
12. Weber E, Schmid B. Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany*. 1998;85(8):1110–1121. DOI: 10.2307/2446344.
13. Stoll P, Egli P, Schmid B. Plant foraging and rhizome growth patterns of *Solidago altissima* in response to mowing and fertilizer application. *Journal of Ecology*. 1998;86(2):341–354. DOI: 10.1046/j.1365-2745.1998.00263.x.
14. Semple JC, Rahman H, Bvosky S, Sorour MK, Kornobis K, Laphitz RL, et al. A multivariate morphometric study of the *Solidago altissima* complex and *S. canadensis* (Asteraceae: Astereae). *Phytoneuron*. 2015;10:1–31.
15. Duncan DB. Multiple Range and Multiple F Tests. *Biometrics*. 1955;11(1):1–42. DOI: 10.2307/3001478.
16. Saville DJ. Multiple Comparison Procedures: The Practical Solution. *The American Statistician*. 1990;44(2):174–180. DOI: 10.1080/00031305.1990.10475712.
17. Gray AJ. Do invading species have definable genetic characteristics? Philosophical. *Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*. 1986;314(1167):655–672. DOI: 10.1098/rstb.1986.0079.

18. Arnold ML, Hedges SA. Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents? *Trends in Ecology and Evolution*. 1995;10(2):67–71. DOI: 10.1016/S0169-5347(00)88979-X.
19. Whitham TG, Martinsen GD, Keim P, Floate KD, Dungey HS, Potts BM. Plant hybrid zones affect biodiversity: tools for a genetic-based understanding of community structure. *Ecology*. 1999;80(2):416–428. DOI: 10.1890/0012-9658(1999)080[0416:PHZA-BT]2.0.CO;2.
20. Ellstrand NC, Schierenbeck KA. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2000;97(13):7043–7050. DOI: 10.1073/pnas.97.13.7043.
21. Vilà M, Weber E, Antonio CMD. Conservation Implications of Invasion by Plant Hybridization. *Biological Invasions*. 2000;2(3):207–217. DOI: 10.1023/A:1010003603310.
22. Prentis PJ, Wilson JRU, Dormontt EE, Richardson DM, Lowe AJ. Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*. 2008;13(6):288–294. DOI: 10.1016/j.tplants.2008.03.004.
23. Luneva NN, Konechnaya GYu, Smekalova TN, Chukhina IG. [On status of *Heracleum sosnowskyi* Manden. on the territory of Russian Federation]. *Vestnik zashchity rastenii*. 2018;3(97):10–15. Russian.
24. Satzyperova IF. *Borshcheviki flory SSSR – novye kormovye rasteniya: Perspektivnye ispol'zovaniya v narodnom khozyaistve* [*Heracleum* species of the USSR – new fodder plants: Prospects for use in the national economy]. Leningrad: Nauka; 1984. 223 p. Russian.
25. Demidov NM, Satzyperova IF. [Main results of breeding work with species of *Heracleum* L.]. *Rastitel'nye resursy*. 1989;25(4):504–512. Russian.
26. Jahodová Š, Trybush S, Pyšek P, Wade M, Karp A. Invasive species of *Heracleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history. *Diversity and Distributions*. 2007;13(1):99–114. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2006.00305.x.
27. Rieseberg LH, Kim S-C, Randell RA, Whitney KD, Gross BL, Lexer C, et al. Hybridization and the colonization of novel habitats by annual sunflowers. *Genetica*. 2007;129(2):149–165. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10709-006-9011-y>.
28. Bock DG, Kane NC, Ebert DP, Rieseberg LH. Genome skimming reveals the origin of the Jerusalem Artichoke tuber crop species: neither from Jerusalem nor an artichoke. *New Phytologist*. 2014;201(3):1021–1030. DOI: 10.1111/nph.12560.
29. Breton C, Kiru SD, Berville A, Anushkevich NYu. [Breeding of Jerusalem artichoke with the desired traits for different directions of use: retrospective, approaches, and prospects (review)]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya*. 2017;52(5):940–951. Russian. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.5.940rus.
30. Gaskin JF, Schaal BA. Hybrid *Tamarix* widespread in U. S. invasion and undetected in native Asian range. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002;99(17):11256–11259. DOI: 10.1073/pnas.132403299.
31. Moody ML, Les DH. Geographic distribution and genotypic composition of invasive hybrid watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* × *M. sibiricum*) populations in North America. *Biological Invasions*. 2007;9(5):559–570. DOI: 10.1007/s10530-006-9058-9.
32. Grafe SF, Boutin C, Pick FR, Bull RD. A PCR-RFLP method to detect hybridization between the invasive Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) and the native northern watermilfoil (*Myriophyllum sibiricum*), and its application in Ontario lakes. *Botany*. 2015;93(2):117–121. DOI: 10.1139/cjb-2014-0135.

Статья поступила в редакцию 06.10.2019.
Received by editorial board 06.10.2019.