

Фитоценотическая приуроченность *Fragaria moschata* Weston. (Rosaceae) в Приенисейских Саянах

С. О. БАТУРИН¹, Н. В. СТЕПАНОВ², Е. А. ФИЛИПЕНКО¹

¹Федеральный исследовательский центр
Институт цитологии и генетики СО РАН
630090, Новосибирск, просп. акад. Лаврентьева, 10
E-mails: SO_baturin@mail.ru, ea.filipenko@mail.ru

²Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: stepanov-nik@mail.ru

Статья поступила 15.12.2021

После доработки 05.01.2022

Принята к печати 10.01.2022

АННОТАЦИЯ

Принято считать, что мускатная земляника (*Fragaria moschata* Weston., $2n = 6x = 42$) занимает территорию Западной и Восточной Европы до Уральских гор и является характерным элементом неморальной флоры. Со второй половины XX в. стали появляться сведения о произрастании *F. moschata* в растительных сообществах Западной и Восточной Сибири, включая южную часть Красноярского края. Местонахождения таких ценопопуляций описаны как для мелколиственных лесов (преимущественно), так и для черневых лесов Приенисейских Саян. Целью статьи является описание фитоценотической приуроченности произрастания в Приенисейских Саянах двух популяций *F. moschata* (образцы № 17-16 и 18-28), верифицированных цитогенетическим анализом и ПЦР-диагностикой. Для видоидентификации образцов № 17-16 и 18-28, представляющих эти популяции, использовали молекулярный маркер – ген алкогольдегидрогеназы *adh1*. Показано, что образцы № 17-16 и 18-28 в гибридизации с экспериментальными образцами *F. moschata* европейского происхождения формируют полноценные семянки со всхожестью, характерной для вида. Сравнение результата амплификации ДНК образцов № 17-16 и 18-28 с праймерами, специфичными к последовательности гена *adh1*, показало идентичность длин амплифицированных фрагментов исследуемых образцов ПЦР-профилю *F. moschata* европейского происхождения. Сравнение флористического сходства этих двух растительных сообществ, где произрастают исследуемые образцы *F. moschata*, показало малое соответствие этих сообществ по видовому составу ($K_J = 0,2$). Этот факт указывает на возможности *F. moschata* осваивать для произрастания не только близкие к ее потребностям экологические ниши мелколиственных лесов (образец № 17-16), но и черневых лесов (образец № 18-28) в Приенисейских Саянах. Обсуждается вопрос аллохтонности и автохтонности *F. moschata* для Западных и Восточных Саян на основе прежних гербарных сборов и собственных находок.

Ключевые слова: *Fragaria moschata* Weston., фитоценотическая приуроченность, ген *adh1*, ПЦР-диагностика, неморальный вид, гигромезофит, орнитохория, Приенисейские Саяны.

Согласно современным представлениям, род *Fragaria* L. (земляника) включает как минимум 20 дикорастущих видов, три спонтан- © Батури С. О., Степанов Н. В., Филипенко Е. А., 2022

ных межвидовых гибрида и два культивируемых гибридных вида [Hummer et al., 2011; DiMeglio et al., 2014; Sobczyk, 2018; Hancock,

2020]. Мускатная земляника – *Fragaria moschata* Weston. (Rosaceae) ($2n = 6x = 42$) – один из дикорастущих видов полиплоидного ряда рода *Fragaria*: $2n = 2x, 4x, 5x, 6x, 8x$ и $10x$ [Rousseau-Gueutin et al., 2009; Kamneva et al., 2017]. *Fragaria moschata* – типичный представитель неморального комплекса европейской флоры [USDA..., 2020]. Согласно многочисленным опубликованным сведениям *F. moschata* предпочитает достаточно увлажненные плодородные почвы – мезофит, растет преимущественно в широколиственных лесах, зарослях кустарников, на опушках, открытых травянистых склонах, лугах, обычно в тенистых местах и в высокой траве; от равнин до среднего пояса гор. Отмечается произрастание растений мускатной земляники преимущественно в Западной и Восточной Европе, а на территории России встречаются изолированными популяциями вплоть до Урала [Катинская, 1936; Юзепчук, 1941; Крупина, 1957; Варгина и др., 1983; Staudt, 1989, 2008; Hummer et al., 2011]. В работах преимущественно первой половины XX в. наличие *F. moschata* в Западной и Восточной Сибири не отмечалось [Лозина-Лозинская, 1926; Розанова, 1935; Попов, 1957; Бусик и др., 1979]. Однако в последнее время появились сведения о находках локальных популяций *F. moschata* в регионах Западной и Восточной Сибири [Курбатский, 1988; Степанов, 2016; Суткин и др., 2016; USDA..., 2020]. Несмотря на то что видоидентификация *F. moschata* по морфологическим признакам, как правило, не вызывает затруднений, тем не менее в растительных сообществах встречаются образцы земляники, похожие на *F. moschata*, но с некоторыми уклоняющимися признаками. Такие образцы могут иметь межвидовое гибридное происхождение [Батурин, 2016; Lesemann et al., 2017]. В их происхождении могут принимать участие местные диплоидные аборигенные виды *F. vesca* L. и *F. viridis* Duchesne в качестве отцовского родителя, а в качестве материнского – культурный октоплоидный вид *Fragaria* × *ananassa* Duch. ($2n = 8x = 56$), который активно натурализуется во многих регионах Сибири [Степанов, 2006, 2016; Верхозина и др., 2013; Эбель и др., 2014; Батурин, 2016; Шауло, Зыкова, 2018; Чепинога и др., 2019]. Кроме того, материнскими родителями при межвидовой гибриди-

зации с местными диплоидными видами могут выступать и гексаплоидные семенные потомки сортов “Шпанка” и “Миланская” *F. moschata*, произрастающие, как правило, в лесных сообществах по окраинам населенных пунктов с садовыми участками [Эбель и др., 2014; Суткин и др., 2016]. В последнем случае растения *F. moschata* при спонтанной гибридизации с аборигенными местными видами формируют наряду с ожидаемым тетраплоидным потомством ($2n = 4x = 28$) и пентаплоидное ($2n = 5x = 35$) за счет участия нередуцированных гамет со стороны диплоидного опылителя. При этом образующиеся $5x$ -гибриды морфологически трудно отличимы от *F. moschata*, что требует применения для их идентификации цитологических методик и/или молекулярных маркеров [Lesemann et al., 2017]. Цель данного исследования – описать фитоценотическую приуроченность произрастания в Приенисейских Саянах двух популяций *F. moschata*, верифицированных цитогенетическим анализом и ПЦР-диагностикой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы гербарные материалы *F. moschata*, хранящиеся в гербариях: Сибирского федерального университета (KRSU), Красноярского государственного педагогического университета им. Л. М. Черепнина (KRAS) и Гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (ТК) (рис. 1, таблица).

Подсчет числа хромосом и молекулярно-генетический анализы проведены на двух дикорастущих образцах *Fragaria*, собранных в предгорье Западного Саяна. Эти образцы были введены в экспериментальный фонд растений *Fragaria* ИЦиГ СО РАН, и им присвоены номера 17-16 и 18-28.

Образец № 17-16 (рис. 2) отобран из ценопопуляции, произрастающей в пригородном лесу г. Красноярска – в университетской роще, представляющей собой старый березняк на северном склоне террасы Николаевской сопки с множеством открытых участков в местах вывала древостоя.

Территориально участок хотя и находится в черте города, но застройки в данной полосе начались сравнительно недавно. Поэтому лесные массивы сохранили здесь естественный

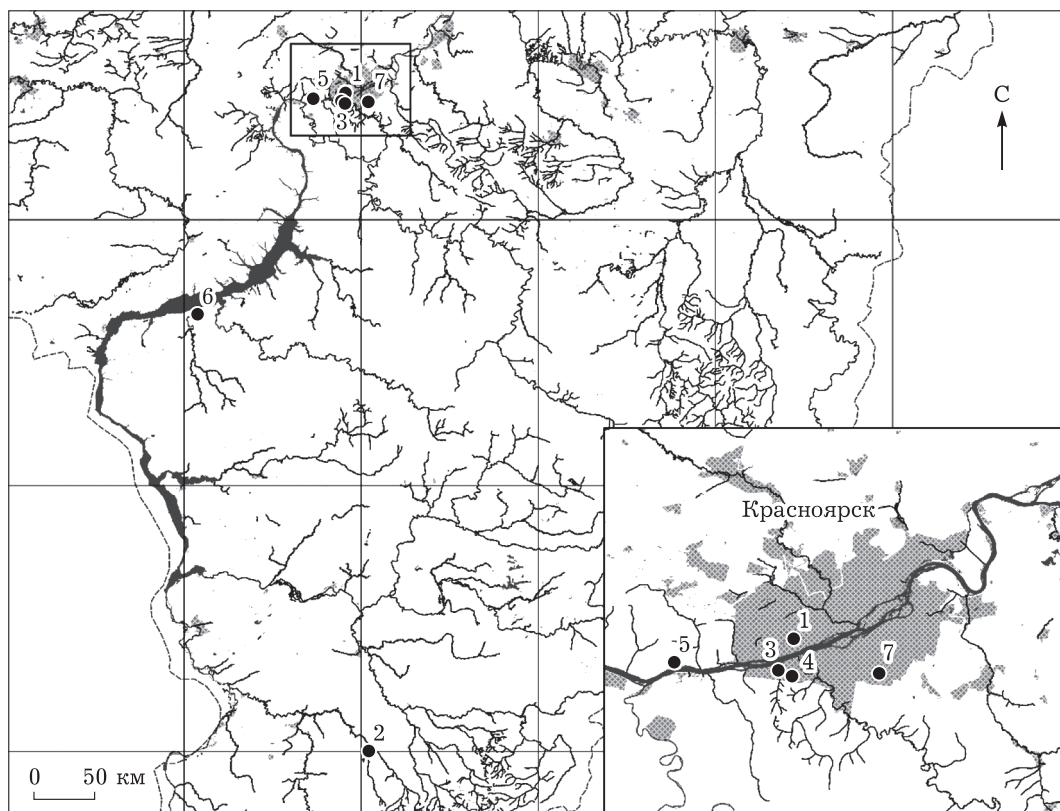


Рис. 1. Места произрастания *F. moschata* в Приенисейских Саянах по гербарным сборам (расшифровка и координаты даны в таблице)

облик и видовой состав. Антропогенное влияние проявляется только в наличии пешеходных троп, в то время как сами сообщества березняков не имеют видимых признаков трансформации. Ценопопуляция фрагменти-

рована и представлена отдельными куртинами (рис. 3), рассеянными по площади около 2 км². Подлесок в сообществе развит слабо, а травяной покров – очень хорошо и представлен высокотравьем (15–20 %), орляком

Список гербарных образцов *Fragaria moschata* Weston., собранных в Красноярском крае (KRSU)

Номер образца	Место произрастания	Географические координаты места сбора образцов
1	г. Красноярск, пригород, университетская роща (источник образца № 17-16)	55°99'86.20" с. ш. 92°77'22.36" в. д.
2	Ермаковский район, окрестности пос. Танзыбей, в 2 км от поселка в северо-восточном направлении, долина реки Малый Кебеж	53°15'70.06" с. ш. 92°95'87.38" в. д.
3	г. Красноярск, Свердловский район, буферная зона национального парка "Столбы", по ручью Лалетина	55°96'19.93" с. ш. 92°74'50.27" в. д.
4	г. Красноярск, Свердловский район, буферная зона национального парка "Столбы", по ручью Каштак	55°95'66.65" с. ш. 92°77'92.61" в. д.
5	Емельяновский район, окрестности микрозаказника краевого значения "Манское займище"	55°97'29.97" с. ш. 92°53'94.94" в. д.
6	Новоселовский район, близ залива Убей Красноярского водохранилища	55°06'32.07" с. ш. 91°67'14.02" в. д.
7	г. Красноярск, окрестности Торгашинского хребта	55°96'75.28" с. ш. 92°90'56.98" в. д.

(*Pteridium pinetorum* C. N. Page & R. R. Mill subsp. *sibiricum* Gureeva & C. N. Page) – до 40 %, злаками (5–10 %) и разнотравьем (50–70 %). В этих условиях земляника занимает пространство под кронами деревьев и кустарниками, а также к пням, колоднику либо успешно конкурирует с видами разнотравья, развиваясь до размеров 50 см (ярус листьев) и до 60 см (цветенос). Координаты ценопопуляции: 55°99'86.20" с. ш., 92°77'22.36" в. д.

Образец № 18-28 собран в окрестности пос. Танзыбей, в 2 км от поселка в северо-восточном направлении, в долине р. Малый Кебеж в Ермаковском р-не Красноярского края. Участок представляет собой высокий коренной подмываемый берег реки, покрытый черным лесным сообществом (рис. 4). С момента обнаружения в 2008 г. более 80 % площади, занимаемой ценопопуляцией земляники (свыше 100 м²), было уничтожено во время половодья рекой Малый Кебеж. В коренном сообществе земляника тяготеет к зарослям кустарников и открытым участкам, не занятым высокотравьем. Хорошо развивается при умеренном и полном освещении. Размеры растений достаточно крупные. Координаты ценопопуляции: 53°15'70.06" с. ш., 92°95'87.38" в. д.



Рис. 2. Гербарный образец *F. moschata* из окрестностей г. Красноярска (в списке гербарных образцов отмечен под номером 1)



Рис. 3. Цветение растений ценопопуляции *F. moschata* из университетской рощи в пригородном лесу г. Красноярска (источник образца № 17-16). 20.06.2020



Рис. 4. Место произрастания ценопопуляции *F. moschata* в долине р. Малый Кебеж, в окрестности пос. Танзыбей (источник образца № 18-28). 13.07.2008

Определение дикорастущих растений *Fragaria* до вида проводили с использованием ключей и описаний, предложенных П. Н. Крыловым [1933], С. В. Юзепчук [1941], А. В. Положий и Л. Н. Лошкаревой [1975], М. И. Бегляновой с соавт. [1979] и G. Staudt [2003]. Помимо сравнительного анализа по биоморфологическим признакам видоидентификация образцов № 17-16 и 18-28 проведена с помощью сравнения ПЦР-фрагментов дикорастущих представителей *Fragaria*, произрастающих в сибирском регионе и Приморском крае: *F. vesca* – образец № 13-10 (окр. Академгородка, г. Новосибирск), *F. viridis* – образец № 17-5 (окр. с. Суенга, Маслянинский р-н, Новосибирская обл.), *F. orientalis* Losinsk. – образец № 17-14 (окр. г. Дальнегорска, Приморский край), *F. moschata* – образец № 15-1 (окрестности г. Ярославля) и образец № 05-8 (музей-заповедник “Коломенское”, г. Москва), натурализовавшийся гибридогенный вид *F. × ananassa* – образец № 17-6 (окр. с. Салаир, Гурьевский р-н, Кемеровская обл.).

Для видовой идентификации дикорастущих образцов *Fragaria* № 17-16 и 18-28 использовали молекулярный маркер – ген алкогольдегидрогеназы *adh1*. Этот ген является первым протеин-кодирующим геном *Fragaria*, нуклеотидная последовательность которого была

определена [Wolyn, Jelenkovic, 1990]. Наличие интронов в составе гена *adh1*, которые, как известно, подвержены быстрым эволюционным изменениям [Small et al., 2004], обуславливает высокую информативность использования данного гена в филогенетических и популяционных исследованиях [Staudt et al., 2003; DiMeglio et al., 2014]. Для видоидентификации дикорастущих образцов *Fragaria* № 17-16 и 18-28 использовали специфические праймеры *adh-2F* и *adh3R*, комплементарные локусу аллеля *adh1* во II группе сцепления *F. vesca*, ранее сконструированные и успешно задействованные в исследованиях, посвященных филогенетическим взаимоотношениям внутри рода *Fragaria* [Davis, Yu, 1997; Staudt et al., 2003]. Учитывая тот факт, что нуклеотидные последовательности экзона и интрона второго, имеющегося в геноме *F. vesca* аллеля *adh2*, имеют заметные отличия от аллеля *adh1*, именно использование специфичных праймеров к аллелю *adh1* позволяет избежать ошибочной амплификации с аллелем *adh2* [Davis et al., 2010].

ДНК из листьев земляники выделена с использованием набора Genomic DNA Purification Kit фирмы Fermentas. Для ПЦР синтезированы специфические праймеры на ген алкогольдегидрогеназы (*adh1*): *adh-*

2F 5' CCAAGGTACACATTCTTTTTTTC 3' и adh-3R 5' GTCACCCCTTCACCAACACTCTG 3'. ПЦР проводилась с 50–100 нг растительной ДНК с праймерами в концентрации 600 нМ в буфере следующего состава: 65 мМ Три-сНCl, pH 8.9, 24 мМ (NH₄)₂SO₄, 3 мМ MgCl₂, 0,5 % Tween 20 и с 200 мкМ dNTP при добавлении Taq-полимеразы hot start (производство ИХБиФМ, СО РАН, г. Новосибирск) 1 ед/реакция в следующем режиме: предварительный прогрев при 95 °С 15 мин, затем 30 циклов: 95 °С 1 мин, 58 °С 90 с, 72 °С 1 мин. Электрофоретическое разделение амплифицированных фрагментов ДНК проводили в 2%-м агарозном геле в 1x TAE буфере.

Подсчет чисел хромосом у семян проводили на кончиках корешков путем окрашивания хромосом лактопропионовым орсеином [Preeda et al., 2007].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Популяционно-генетическая характеристика образцов *F. moschata* № 17-16 и 18-28

F. moschata – в природе строго двудомный вид и при семенном воспроизводстве в потомстве происходит сегрегация на растения с пестичными и мужскими цветками в соотношении 1 : 1 [Staudt, 1968]. Для полноценного семенного воспроизводства двудомных видов необходимо примерно равное соотношение в ценопопуляции растений с пестичными и тычиночными цветками. Такое возможно лишь при длительном существовании такой популяции на месте произрастания, в течение которого имела место смена нескольких семенных поколений.

При обследовании обоих образцов № 17-16 и 18-28 в естественных условиях их произрастания не обнаружено полноценных ягод с сеянками. Как правило, если ягоды все же образуются, то они редки, либо уродливой формы с единичными, невсхожими сеянками. Такая ситуация с плодоношением характерна для двудомных видов, когда ценопопуляция представляет собой клон, возникший при помощи вегетативного размножения одного исходного сеянца. При этом ценопопуляция состоит из растений либо только с пестичными цветками (образуются уродливые ягоды в условиях отсутствия пыльцы), либо с тычи-

ночными цветками (ягод и семянок не образуется вовсе, цветки засыхают). Цветок образца № 17-16 имеет хорошо развитый гинецей, а андроцей представлен довольно крупными стаминодиями с отсутствующей пылью, создающими впечатление обоеполого цветка. Образец № 18-28 имеет тычиночный тип цветка, соответственно, ягод и семянок не образует. При выращивании образца № 17-16 на экспериментальном участке совместно с видами рода *Fragaria*, включая образцы и гибриды *F. moschata* европейского географического происхождения, в условиях открытого опыления получены многочисленные ягоды с полноценно развитыми сеянками (рис. 5). С большой вероятностью эти сеянки развились при опылении (энтомофилия) цветков пыльцой *F. moschata* европейского происхождения.

Ягоды обладали характерными для *F. moschata* формой и мускатным ароматом, хотя, следует отметить, не столь выраженным, как у образцов *F. moschata* европейского происхождения. Развитие выполненных многочисленных семянок на ягоде косвенно указывает на сбалансированность хромосомного набора в соматических клетках этого образца. Всхожесть семянок составила 57,6 %. Подсчет чисел хромосом на кончиках корешков у образцов № 17-16 и 18-28 подтвердил наличие набора $2n = 42$, характерного для вида *F. moschata*. Использование образца № 18-28 в качестве отцовского родителя в скрещивании с образцом № 15-1 *F. moschata* европейского происхождения позволило получить



Рис. 5. Созревание ягод образца № 17-16 *F. moschata* в условиях выращивания на экспериментальном участке в ФИЦ ИГиГ СО РАН

полноценно развитые семянки со всхожестью 33,9 %. В потомстве, полученном из этих семян в количестве 42 растений, имелась сегрегация по типу пола цветков на два фенотипических класса, а именно 23 растения с пестичными цветками и 19 с тычиночными, что соответствует ожидаемому соотношению 1 : 1, $\chi^2 = 0,38$ при $\chi^2_{0,05} = 3,84$. Схожие соотношения фенотипических классов убедительно описаны для европейских популяций *F. moschata* [Ahmadi, Bringham, 1991]. Таким образом, успешная гибридизация образца № 18-28 и образца № 15-1 европейского происхождения, а также ожидаемые соотношения половых фенотипов цветков в семенных потомствах свидетельствуют о совместимости их геномов, что указывает на принадлежность их к одному виду – *F. moschata* Weston.

Видоидентификация образцов по полиморфизму гена алкогольдегидрогеназы *adh1*

Для окончательной видоидентификации изучаемых образцов использованы результаты сравнения ПЦР-фрагментов по гену *adh1*. Полиморфизм длин ампликонов гена *adh1* у представителей *Fragaria*, задействованных в эксперименте, представлен на рис. 6. На рисунке отчетливо видны видовые особенности, присущие каждому из использованных в работе образцов *Fragaria*. Так, ПЦР-анализ показал, что для обоих диплоидных видов земляники – *F. viridis* и *F. vesca* – характерно наличие единственного ПЦР-фрагмента,

но он существенно различался по длине. Для *F. viridis* характерен фрагмент размером 446 нп, а для *F. vesca* – 582 нп. (см. рис. 6, треки 5 и 6 соответственно), что сравнимо с результатами более ранних исследований по филогенетическому анализу рода *Fragaria*, включая и *F. vesca* [DiMeglio et al., 2014]. Кроме того, амплифицированные фрагменты ДНК *F. viridis* и *F. vesca* совпадали по длине с ПЦР-фрагментами, полученными в исследовании Т. М. Давис и Н. Ю [1997]. При амплификации с ДНК тетраплоидного вида – *F. orientalis*, также был получен только один ПЦР-фрагмент (см. рис. 6, трек 8).

Однако размер амплифицированного фрагмента ДНК был больше, чем ПЦР-фрагмент *F. vesca*, – чуть более 600 нп. (см. рис. 6, треки 8 и 6). Для *F. × ananassa* профиль характеризовался наличием двух фрагментов ПЦР – один мажорный, около 500 нп, в то время как второй – минорный – имел примерно тот же размер, что и ПЦР-фрагмент *F. vesca* (см. рис. 6, треки 7 и 6). Наибольший интерес представляют результаты амплификации с ДНК растений дикорастущих образцов № 17-16 и 18-28 в контексте сравнительного анализа их профилей с видами *Fragaria*, произрастающими в сибирском регионе, включая натурализовавшийся *F. × ananassa*. Образцы *F. moschata* № 15-1 и 05-8 европейского происхождения характеризовались множественными ПЦР-фрагментами (см. рис. 6, треки 1 и 2) – мажорный бэнд на электрофореграмме совпадал по длине

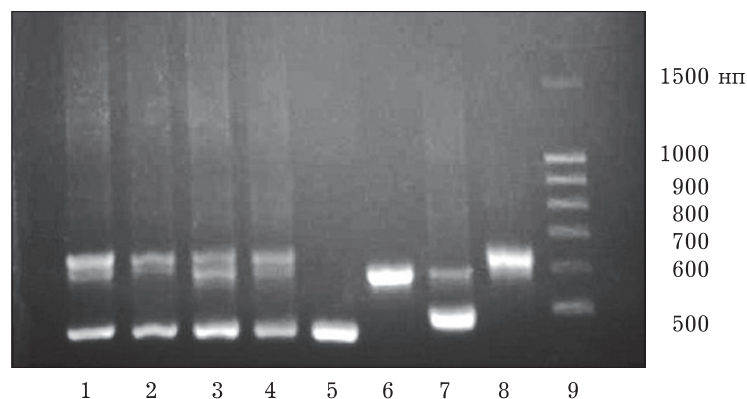


Рис. 6. Электрофореграмма ПЦР-фрагментов видов *Fragaria* в 2 % агарозном геле. Треки 1 и 2 – *F. moschata* № 15-1 и 05-8 соответственно; 3 – образец № 17-16; 4 – образец № 18-28; 5 – *F. viridis*; 6 – *F. vesca*; 7 – *F. × ananassa*; 8 – *F. orientalis*; 9 – маркер длин ДНК (производство “Евроген”)

с ПЦР-фрагментом *F. viridis* (см. рис. 6, треки 1, 2 и 5). Помимо этого имелось не менее двух почти одинаковых между собой по длине фрагментов – более короткие были близки по размеру фрагменту *F. vesca* (см. рис. 6, треки 1, 2 и 6), в то время как самый длинный ПЦР-фрагмент *F. moschata* имел примерно такой же размер, как и *F. orientalis* (см. рис. 6, треки 1, 2 и 8). Результат амплификации ДНК образцов № 17-16 и 18-28 имеет точно такой же набор бэндов, как и в случае *F. moschata* № 15-1 и 05-8 европейского происхождения. Сравнение профилей амплифицированных фрагментов растений № 17-16 и 18-28 с ПЦР-фрагментами *F. moschata* свидетельствует об их идентичности по длине, что позволяет сделать заключение о том, что два дикорастущих образца № 17-16 и 18-28 относятся к виду *F. moschata* (см. рис. 6, треки 1–4).

Эколого-ценотическая характеристика произрастания образцов *F. moschata* в Приенисейских Саянах

Образец № 17-16 произрастал в березняке высокотравном, орляково-разнотравном. Примерный возраст древостоя 80 лет, сомкнутость крон 0,5–0,6. Подлесок выражен слабо (2–3 %) и представлен ивой козьей (*Salix caprea* L.), калиной обыкновенной (*Viburnum opulus* L.), жимолостью Палласа (*Lonicera pal-lasii* Ledeb.), малиной обыкновенной (*Rubus idaeus* L.), черемухой обыкновенной (*Padus avium* Mill.), шиповником майским (*Rosa majalis* Herrm.), спиреей средней (*Spiraea media* Schmidt), смородиной щетинистой (*Ribes hispidulum* (Jancz.) Rojark.). Травяной покров развит хорошо, имеет 100 % общего проективного покрытия. Виды высокотравья (15–20 %) представлены отдельными растениями или группами, рассеянными по всей территории: реброплодник уральский (*Pleurospermatum uralense* Hoffm.), борщевик рассеченный (*Heraclium dissectum* Ledeb.), скерда сибирская (*Crepis sibirica* L.), клопогон вонючий (*Cimicifuga foetida* L.), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.), василистник малый (*Thalictrum minus* L.), чина Гмелина (*Lathyrus gmelinii* Fritsch), борец бородачатый (*Aconitum barbatum* Pers.) и др. Хорошо развит орляк сибирский (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*), образуя единый однородный покров с незначительными незанятыми участками

(~40 %). Под орляком и на свободных от него и высокотравья участках хорошо развито разнотравье (50–70 %), которое представлено: медуницей (*Pulmonaria mollissima* A. Kern.), костяникой (*Rubus saxatilis* L.), горошком однопарным (*Vicia unijuga* A. Braun), золотарником даурским (*Solidago dahurica* Kitag.), зопником клубненосным (*Phlomis tuberosa* (L.) Moench), геранью ложносибирской (*Geranium pseudosibiricum* J. Mayer), лапчаткой земляникоподобной (*Potentilla fragarioides* L.), подмаренником северным (*Galium boreale* L.), бубенчиком Ламарка (*Adenophora lamarckii* Fisch.), колокольчиком сборным (*Campanula glomerata* L.), первоцветом крупночашечковым (*Primula macrocalyx* Bunge), чиной Фролова (*Lathyrus frolovii* Rupr.). Другие виды имели незначительное участие и были представлены осокой большехвостой (*Carex macroura* Meinh.), коротконожкой перистой (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.), вейником тростниковидным (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), полынями цельнолистной (*Artemisia integrifolia*) и пижмолистной (*Artemisia tanacetifolia* L.), красодневым желтым (*Hemerocallis lilio-asphodelus* L.), венериными башмачками настоящим (*Cypripedium calceolus* L.) и крупноцветковым (*Cypripedium macranthos* Sw.), фиалками волосистой (*Viola hirta* L.) и одноцветковой (*Viola uniflora*), чиной приземистой (*Lathyrus humilis* (Ser.) Spreng.), кровохлебка лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.), ирисом русским (*Iris ruthenica* Ker Gawl.), лютиком однолистным (*Ranunculus monophyllus* Ovcz.), ортилейю однобокой (*Orthilia secunda* (L.) House), грушанкой круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.), борцом вьющимся (*Aconitum volubile* Pall. ex Koelle) и лилией саранкой (*Lilium pilosiusculum* (Frey) Misch.).

Образец № 18-28 произрастал в растительном сообществе черневой тайги, представляющем собой кедрово-пихтовое сообщество с участием осины и древовидной ивы росистой (*Salix rorida* Laksch.). Формула древостоя 3К4ПЗИ+Ос. Сомкнутость крон 0,6. Подрост пихты обильный и разновозрастный, у кедровой сосны – редкий, разновозрастный. Подлесок развит хорошо (30–40 %), в него входят черемуха обыкновенная (*Padus avium*), калина обыкновенная (*Viburnum opulus*), малина обыкновенная (*Rubus idaeus*), спирея дубровколистная (*Spiraea chamaedifolia* L.), смо-

родины черная (*Ribes nigrum* L.) и щетинистая (*Ribes hispidulum*), шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.) и майский (*Rosa majalis*). Травяной покров состоит из высокотравья (10–15 %), широкоотравья (50–60 %) и папоротников (20–30 %). Высокотравье представлено борцом северным (*Aconitum septentrionale* Koelle), скердами сибирской (*Crepis sibirica*) и лировидной (*Crepis lyrata* (L.) Froel.), василистником малым (*Thalictrum minus*), чиной Гмелина (*Lathyrus gmelinii*), чемерицей Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.), борщевиком рассеченным (*Heracleum dissectum*), дудником лесным (*Angelica sylvestris* L.), купырем лесным (*Anthriscus sylvestris*), живокостью высокой (*Delphinium elatum* L.), володушкой золотистой (*Bupleurum aureum* Fisch. ex Hoffm.), лабазником вязолистным (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), молочаем ворсистым (*Euphorbia pilosa* L.). В широкоотравном комплексе господствует ветреница байкальская (*Anemone baicalensis* Turcz. ex Ledeb.) и брунера сибирская (*Brunnera sibirica* Steven). Как более редкие, отмечены чистец лесной (*Stachys sylvatica* L.), двулепестник парижский (*Circaea lutetiana* L.), крестообразник Крылова (*Cruciata krylovii* (Pjin) Pobed.), горошек лесной (*Vicia sylvatica* L.), кипрей горный (*Epilobium montanum* L.). Из других видов отмечены осока большехвостая (*Carex macroua*), звездчатка Бунге (*Stellaria bungeana* Fenzl), ясколка малоцветковая (*Cerastium pauciflorum* Steven ex Ser.), овсяница гигантская (*Festuca gigantea* (L.) Vill.), овсяница Гудошникова (*Festuca gudoschnikovii* Stepanov), чина Фролова (*Lathyrus frolovii*), змеевик большой (*Bistorta officinalis* Delarbre), купальница азиатская (*Trollius asiaticus* L.), медуница мягкая (*Pulmonaria mollissima*), горошек заборный (*Vicia sepium* (L.) Moench), сердечник трехнадрезанный (*Cardamine trifida* (Poir.) B.M.G. Jones), земляника лесная (*Fragaria vesca*), борец вьющийся (*Aconitum volubile*), хмель обыкновенный (*Humulus lupulus* L.), герань Крылова (*Geranium krylovii* Tzvelev), синюха голубая (*Polemonium caeruleum* L.), вейники тупоколосковый (*Calamagrostis obtusata* Trin.) и Лангедорфа (*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.), пырейник собачий (*Elymus caninus* (L.) L.), бор развесистый (*Milium effusum* L.). Из папоротников доминируют кочедыжник Мономаха (*Athyrium monomachii* (Ком.) Ком.) и страусник обыкновенный

(*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.); менее обильны щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott), фегоптерис связывающий (*Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt), голокучник трехраздельный (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman), орляк сибирский (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*). В весеннее время хорошо развита сингузия эфемероидов из ветрениц алтайской (*Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey.), енисейской (*Anemone jenssenensis* (Korsh.) Krylov), отогнутой (*Anemone reflexa* Stephan), хохлаток приенисейской (*Corydalis subjenisseensis* E. M. Antipova), кротовой (*Corydalis talpina* Stepanov), шмелиной (*Corydalis bombylina* Stepanov); изредка отмечается кандык саянский (*Erythronium sajanense* Stepanov et Stassova).

Сравнение этих двух растительных сообществ, где произрастают образцы *F. moschata*, по коэффициенту флористического сходства (Жаккара) показало малое соответствие этих сообществ по видовому составу ($K_J = 0,2$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно гербарным сборам образцов *F. moschata* из Западной и Восточной Сибири во второй половине XX и начале XXI в., а также собственным результатам непосредственного изучения образцов двух ценопопуляций, мускатная земляника присутствует в отдельных фитоценозах Приенисейских Саян. Однако возникает противоречие с имеющимися опубликованными сведениями в первой половине XX в. о распространении *F. moschata* на востоке ареала лишь до Урала. В таком случае следует обсудить возможные версии наличия произрастания дикорастущих ценопопуляций *F. moschata* в Приенисейских Саянах. Для этого рассмотрим две версии произрастания в растительных сообществах мускатной земляники в Сибири – принадлежность к аллохтонной или автохтонной флоре. На аллохтонность *F. moschata* указывает частая регистрация гербарных сборов мускатной земляники около населенных пунктов с садовыми участками. В результате садоводческой деятельности происходит неконтролируемая диссеминация мускатной земляники за пределы участков, т. е. происходит натурализация *F. moschata* в связи с сельскохозяйственным, включая садоводческую деятель-

ность, освоением территории края (подобный процесс в настоящее время отмечен многими авторами для культурного вида *F. × ananassa*). В качестве аргументов обратимся к истории вопроса. Первые сведения об особенностях растений мускатной земляники приводятся в ботанических описаниях растений Европы с середины XVI в., а как вид включен в ботаническую номенклатуру в 1766 г. французским ботаником A. N. Duchesne [Darrow, 1966]. Мускатная земляника с первой половины XIV в. становится вторым из дикорастущих видов *Fragaria* Европы после *F. vesca*, активно культивируемым населением. Ее выращивали на приусадебных участках в Европе (Франция и Германия) не только как ягодную культуру, но и как декоративную из-за высоких цветоносов с крупными белыми цветками [Катинская, 1936; Darrow, 1966]. В результате клонового отбора и, возможно, от спонтанной внутривидовой гибридизации и последующего отбора продуктивных сеянцев [Шредер, 1918] появились первые сорта, среди которых наибольшую популярность приобрели “Di Milano” (“Миланская”) и “Шпанка”. В конце XIX – начале XX века именно эти сорта становятся широко распространенными среди садоводов в европейской части России [Розанова, 1935; Белохонов и др., 1939; Лисавенко, Тихонов, 1941; Крупина, 1957].

В начале 1930-х годов по всей Сибири организуются плодово-ягодные станции и опорные пункты, где сортимент культурной земляники включает и сорта *F. moschata* [Леонова, Леонов, 1951]. Так, сибирские ученые-садоводы Е. П. Куминов и П. И. Куминова [1972] сообщают, что в 1930 г. на Красноярской опытной станции были высажены для изучения растения мускатной земляники сорта “Шпанка” наряду с сортами крупноплодной земляники (*F. × ananassa*), а в 1934–1937 гг. сорт “Шпанка” вошел в список районированных сортов для южной части Красноярского края. Примерно в это же время сорт *F. moschata* “Миланская” вводится в стандартный сортимент, рекомендованный к выращиванию в “Красноярском крае – по первой группе в Южной и Минусинской зонах, по третьей группе – в Красноярской и Северной зонах” [Леонова, Леонов, 1951] и других регионах Западной и Восточной Сибири [Лисавенко, Тихонов, 1941].

Известно, что распространение семян у представителей *Fragaria* относится к зоохории, преимущественно орнитохории. Садоводческие общества, промышленные плантации и научные коллекции земляники охотно посещают дрозды-рябинники (*Turdus pilaris*) и слетки сороки (*Pica pica*) для питания мякотью ягоды. Затем с испражнениями птиц семена земляники могут распространяться на довольно далекие расстояния от места употребления ягод. Распространяют птицы и семена мускатной земляники [Батурин, 2016]. Косвенно на натурализацию *F. moschata* указывает преимущественно “пригородный” характер произрастания популяций мускатной земляники, согласно зарегистрированным сборам образцов *F. moschata* в изученных нами гербариях, а также удаленность друг от друга – “оторванные от основного ареала” [Курбатский, 1988]. Благодаря интенсивному вегетативному размножению при помощи наземных стелющихся столонов, укореняющихся в узлах кущения, *F. moschata* образует устойчивые ценопопуляции. Как правило, они встречаются в природных сообществах, испытывающих трансформацию, – заброшенные садовые участки и территории, примыкающие к ним, парки, поймы рек, заброшенные сельскохозяйственные земли и т. д. [Эбель и др., 2014; Суткин и др., 2016].

С другой стороны, имеет право на существование версия принадлежности *F. moschata* к автохтонной флоре Западных Саян. Существенное похолодание в Западной и Восточной Сибири в последнем периоде оледенения [Архипов, Волкова, 1994] привело к смене растительных сообществ и к мозаичности в прошлом сплошного ареала неморального вида *F. moschata* в Сибири. При этом лишь немногие популяции *F. moschata*, возможно, сохранились на островках современной неморальной реликтовой растительности [Черепнин, 1954], включая Западные и Восточные Саяны. Для обоснования этой версии автохтонности обратимся к анализу геномного состава *F. moschata* как гексаплоидного вида ($2n = 6x = 42$). Так, G. Staudt [1959] предложил аллополиплоидную модель происхождения *F. moschata* от естественного скрещивания диплоидных видов *F. vesca* и *F. viridis*, которые встречаются в перекрывающихся зонах ареалов. Нередуцированная гаме-

та одного из родителей обеспечивает два гаплоидных набора хромосом с последующим удвоением возникших триплоидов. Ряд работ по филогенетическому анализу рода *Fragaria* при помощи молекулярных маркеров подтверждают и дополняют аллополиплоидную модель происхождения *F. moschata*, предложенную G. Staudt [1959]. Так, показано, что в аллополиплоидном происхождении гексаплоида *F. moschata* принимал участие геном *F. viridis* и, с большой вероятностью, геномы *F. vesca* и *F. mandshurica* [Rousseau-Gueutin et al., 2009]. Изучение хлоропластных ДНК-маркеров подтвердило статус *F. viridis* как наиболее вероятного диплоидного источника генома хлоропласта *F. moschata*, а также вероятное участие геномов *F. vesca*, *F. bucharica* и *F. mandshurica* [DiMeglio et al., 2014]. В исследованиях O. Kamneva et al. [2017] подтверждается участие геномов *F. viridis* и *F. vesca* в происхождении *F. moschata*, а также допускается участие генома *F. mandshurica* [Kamneva et al., 2017]. В работе Y. Yang и T. M. Davis [2017] на основе широкого мультилокусного филогенетического анализа предполагается участие трех и даже более диплоидных предковых видов в формировании генома *F. moschata*, а именно *F. viridis*, *F. vesca*, *F. mandshurica* и *F. bucharica*. Кроме *F. bucharica*, три диплоидных вида *F. viridis*, *F. vesca* и *F. mandshurica* имеют перекрывающиеся ареалы в южной части Западного и Восточного Саян [Staudt, 2003, 2008], что создает условие для их спонтанной гибридизации с участием нередуцированных гамет. Так, по нашим собственным наблюдениям, в южной части Прибайкалья в окрестностях поселков Култук и Выдрино можно встретить представителей всех трех видов, указанных выше.

Дополнительными аргументами в пользу аборигенного статуса *F. moschata* в регионе является то, что наши гербарные сборы (KRSU) этого вида сделаны в ненарушенных растительных сообществах: по р. Лалетинной в буферной зоне заповедника “Столбы”; там же по ручью Каштак; в окрестности Манского займища; близ залива Убей в Новоселовском р-не; Торгашинский хребет окр. г. Красноярска (см. рис. 1). Следует отметить, что растения мускатной земляники из Приенисейских Саян обладают гигантскими разме-

рами, составляющими в среднем около полуметра в высоту при максимальных размерах свыше 60 см. Имея крупные размеры, растения характеризуются относительно невысоким цветоносом, примерно равным листьям, что нехарактерно для европейских популяций *F. moschata* [Юзепчук, 1941]. Кроме того, растения *F. moschata*, произрастающие далеко за пределами населенных пунктов, приурочены исключительно к ненарушенным естественным сообществам, в то время как культивируемые виды земляник в случае их ухода из культуры осваивают нарушенные искусственным или естественным образом территории: обочины дорог и троп, поймы рек, зарастающие отвалы грунта, свалки и т.д. В естественной среде растения *F. moschata* успешно конкурируют с другими местными растениями в разнотравье, высокотравье, сообществах злаков, чего не добился в Красноярском крае пока еще какой-либо другой адвентивный вид. Заносные виды избегают ненарушенных местных сообществ.

В настоящее время невозможно однозначно утверждать о происхождении ценопопуляций *F. moschata* в естественных растительных сообществах Приенисейских Саян. Мы допускаем возможность существования как версии аллохтонности вида в результате натурализации *F. moschata* европейского происхождения преимущественно вокруг населенных пунктов в сибирском регионе, так и версии как элемента автохтонной флоры Приенисейских Саян. Окончательное заключение можно будет сделать после сравнительного молекулярно-филогенетического анализа происхождения образцов *F. moschata*, произрастающих на значительном удалении от населенных пунктов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Малое сходство по видовому составу биотопов, в которых произрастают ценопопуляции *F. moschata* в Приенисейских Саянах, свидетельствует о возможностях мускатной земляники осваивать не только близкие к потребностям вида экологические ниши мезофитных мелколиственных лесов (образец № 17-16), но и не характерные для данного вида увлажненные участки черневых лесов (образец № 18-28). Кроме того, на этот

факт указывают и места сбора образцов *F. moschata*, хранящиеся в гербариях. Как отмечено в сопровождении к сборам, образцы произрастали в долинах рек и ручьев листовенно-светлохвойного леса в национальном парке “Столбы” и прилегающих хребтов, вблизи залива Убей Красноярского водохранилища, т. е. в местах с повышенным увлажнением. В таком случае в Приенисейских Саянах вид *F. moschata* следует считать скорее гигромезофитным, чем мезофитным.

Авторы благодарят кураторов Гербариев И. И. Гурееву (ТК) и Е. М. Антипову (KRAS) за оказанную помощь при исследовании фондовых коллекций. Работа выполнена по бюджетному проекту ИЦиГ СО РАН (121031800054-9).

ЛИТЕРАТУРА

- Архипов С. А., Волкова В. С. Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири (Тр. ОИГТМ СО РАН. Вып. 823). Новосибирск: Изд-во НИЦ ОИГТМ СО РАН, 1994. 105 с.
- Батурин С. О. Натурализация *Fragaria* × *ananassa* Duch. в Западной Сибири // Сиб. эколог. журн. 2016. Т. 23, № 3. С. 449–458 [Baturin S. O. Naturalization of *Fragaria* × *ananassa* Duch. in Western Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 23, N 3. P. 449–458].
- Беглянова М. И., Васильева Е. М., Кашина Л. И., Кольцова В. Г., Коропачинский И. М., Красноборов И. М., Некошнова Т. К., Смирнова В. А., Черепнин В. Л., Юдина В. М. Земляника, клубника – *Fragaria* L. // Определитель растений юга Красноярского края. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. С. 245.
- Белохонов И. В., Курындин И. И., Карпов Г. К., Урсуленко П. К., Шуб Д. Б., Веняминов А. Н. Плодоводство. М.: Сельхозгиз, 1939. 43 с.
- Бусик В. А., Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. Т. 1. С. 552–553.
- Варгина Н. Е., Исайкина А. П., Серых Г. И. Род *Fragaria* L. – Земляника // Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР (Атлас) / под ред. В. М. Шмидта. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. С. 57–59.
- Верхозина А. В., Казановский С. Г., Степанцова Н. В., Кривенко Д. А. Флористические находки в Республике Бурятия и Иркутской области // Turczaninowia. 2013. Т. 16, № 3. С. 44–52. doi: <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.16.3.8>
- Катинская Ю. К. Земляника // Культурная флора СССР. Т. 16 / под ред. Е. В. Вульф. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. С. 132–164.
- Крупина М. Г. Ремонтантная земляника. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1957. 45 с.
- Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 7. Томск, 1933. С. 1477–1481.
- Куминов Е. П., Куминова П. И. Сортоизучение и селекция земляники в Красноярске // Культура земляники в СССР: докл. симп. (28 июня – 1 июля 1971). М.: Колос, 1972. С. 330–337.
- Курбатский В. И. Род Земляника – *Fragaria* L. // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. Т. 8. С. 34–35.
- Леонова Ю. Г., Леонов И. М. Сорта плодово-ягодных растений в Сибири. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1951. С. 275–276.
- Лисавенко М. А., Тихонов Н. Н. Плодоводство в Сибири. Новосибирск: ОГИЗ, 1941. С. 95.
- Лозина-Лозинская А. С. Обзор видов рода *Fragaria* L. // Изв. Гл. ботан. сада. 1926. Т. 25, вып. 1. С. 47–88.
- Положий А. В., Лошкарева Л. Н. Семейство Rosaceae. Розоцветные // Флора Красноярского края. Вып. 5(4). Томск: Изд-во Том. ун-та, 1975. С. 88–141.
- Попов М. Г. *Fragaria* L. – Земляника. // Флора Средней Сибири. М.; Л.: АН СССР, 1957. Т. 1. 284 с.
- Розанова М. А. Ягодоведение и ягодоводство. М.; Л.: Гос. изд-во колх. и совх. лит., 1935. 302 с.
- Степанов Н. В. Флора северо-востока Западного Саяна и острова Отдыха на Енисее (г. Красноярск). Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2006. 170 с.
- Степанов Н. В. Сосудистые растения Приенисейских Саян. Красноярск: Сиб. фед. ун-т, 2016. 253 с.
- Суткин А. В., Мартусова Е. Г., Краснопевцева А. С., Краснопевцева В. М. Новые данные об адвентивных видах сосудистых растений Республики Бурятия // Turczaninowia. 2016. Т. 19, № 2. С. 82–85.
- Чепинога В. В., Лашинский Н. Н., Арбузова Г. А., Гладких Е. М. Новые и редкие виды растений с хребта Хамар-Дабан (юг Восточной Сибири) // Turczaninowia. 2019. Т. 22, № 2. С. 151–159.
- Черепнин Л. М. История исследования растительного покрова южной части Красноярского края // Уч. зап. Краснояр. гос. пед. ин-та. Красноярск: Изд-во “Красноярский рабочий”, 1954. Т. 3, вып. 1. С. 3–80.
- Шауло Д. Н., Зыкова Е. Ю. Новые находки адвентивных и аборигенных видов в Новосибирской области // Turczaninowia. 2018. Т. 21, № 3. С. 63–71. doi: [10.14258/turczaninowia.21.3.8](https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.3.8)
- Шредер Р. И. Русский огород: питомник и плодовый сад. Руководство к наивыгоднейшему устройству и ведению огородного и садового хозяйств. Петроград: Издание А. Ф. Девриена, 1918. С. 384.
- Эбель А. Л., Стрельникова Т. О., Куприянов А. Н., Аненхонов О. А., Анкипович Е. С., Антипова Е. М., Верхозина А. В., Ефремов А. Н., Зыкова Е. Ю., Михайлова С. И., Пликина Н. В., Рябовол С. В., Силантьева М. М., Степанов Н. В., Терехина Т. А., Чернова О. Д., Шауло Д. Н. Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири // Бюл. Главн. бот. сада. 2014. № 1, вып. 200. С. 52–61.
- Юзепчук С. В. Род *Fragaria* L. – Земляника // Флора СССР. Т. 10. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 58–67.
- Ahmadi H., Bringham R. S. Genetics of sex expression in *Fragaria* species // Am. J. Bot. 1991. Vol. 78, N 4. P. 504–514. doi: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1991.tb15217.x>
- Darrow G. M. The Strawberry History, Breeding and Physiology. N. Y., Holt: Rinehart and Winston, 1966. P. 111–117.
- Davis T. M., Yu H. A linkage map of the diploid strawberry *F. vesca* // J. Hered. 1997. Vol. 88. P. 215–221.
- Davis T. M., Shields M. E., Zhang Q., Tombolato-Terzić D., Bennetzen J., Pontaroli A., Wang H., Yao Q., San-Miguel Ph., Folta K. M. An examination of targeted

- gene neighborhoods in strawberry // BMC Plant Biol. 2010. N 10. P. 81. doi: 10.1186/1471-2229-10-81
- DiMeglio L. M., Staudt G., Yu H., Davis T. M. A Phylogenetic analysis of the genus *Fragaria* (Strawberry) using intron-containing sequence from the ADH-1 Gene // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, N 7: e102237. doi: 10.1371/journal.pone.0102237
- Hancock J. F. Strawberries, 2nd Edition (Crop Production Science in Horticulture Book 34) 2nd Ed., Boston, MA: CAB International, Kindle Edition.– 2020.– 291 p.
- Hummer K. E., Bassil N., Njuguna W. *Fragaria*. Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Temperate Fruits / Ed. C. Kole. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. P. 17–44. doi: 10.1007/978-3-642-16057-8_2
- Kamneva O. K., Syring J., Liston A., Rosenberg N. A. Evaluating allopolyploid origins in strawberries (*Fragaria*) using haplotypes generated from target capture sequencing // BMC Evolut. Biol. 2017. Vol. 17. P. 180. doi: 10.1186/s12862-017-1019-7
- Lesemann S. S., Bölke N., Tejada Fernández C. E., Buschmann S., Gerischer U., Neinhuis C., Herklotz V., Ritz C. M., Olbricht K. Fruit diversity in a natural European habitat of *Fragaria moschata* Weston // Acta Hort. 2017. Vol. 1156. P. 215–222. doi: 10.17660/ActaHortic.2017.1156.33
- Preeda N., Yanagi T., Sone K., Taketa S., Okuda N. Chromosome observation method at metaphase and prometaphase stages in diploid and octoploid strawberries // Scientia Hort. 2007. Vol. 114, N 2. P. 133–137. doi: 10.1016/j.scienta.2007.06.001
- Rousseau-Gueutin M., Gaston A., Aïnouche A., Aïnouche M. L., Olbricht K., Staudt G., Richard L., Denoyes-Rothan B. Tracking the evolutionary history of polyploidy in *Fragaria* L. (strawberry): new insights from phylogenetic analyses of low-copy nuclear genes // Mol. Phylogenet. Evol. 2009. Vol. 51. P. 515–530. doi: 10.1016/j.ympev.2008.12.024
- Small R. L., Cronn R., Wendel J. F. Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants // Aust. Syst. Bot. 2004. Vol. 17. P. 145–170. doi: org/10.1071/SB 03015
- Sobczyk M. K. Phylogenetics of *Fragaria*, *Rubus* and Related Taxa // The Genomes of Rosaceous Berries and Their Wild Relatives. / Eds. T. Hytönen, J. Graham, R. Harrison. Compendium of Plant Genomes. Springer, Cham, 2018. P. 11–23. doi: org/10.1007/978-3-319-76020-9_2
- Staudt G. Cytotaxonomy and phylogenetic relationships in the genus *Fragaria* // Proc. IX Intern. Bot. Cong. 1959. Montréal 2. P. 377.
- Staudt G. Genetic and Evolution der Heterozie in der Gattung *Fragaria* III. Untersuchungen an hexa und oktoploiden Arten // Zs. Pflanzenzucht. 1968. Bd. 59, N 1. P. 81–102.
- Staudt G. The species of *Fragaria*, their taxonomy and geographical distribution // Acta Horticulturae. 1989. Vol. 265. P. 23–33. doi: 10.17660/ActaHortic.1989.265.1
- Staudt G. Notes on Asiatic *Fragaria* species: III. *Fragaria orientalis* Losinsk. and *Fragaria mandshurica* spec. nov. // Bot. Jahrb. Syst. 2003. Vol. 124. P. 397–419. doi: 10.1127/0006-8152/2003/0124-0397
- Staudt G. Strawberry biogeography, genetics and systematics // Acta Horticulturae. 2008. Vol. 842 (842). P. 71–84. doi: 10.17660/ActaHortic.2009.842.1
- Staudt G., DiMeglio L. M., Davis T. M., Gerstberger P. *Fragaria × bifer* Duch: Origin and taxonomy // Bot. Jahrb. Syst. 2003. Vol. 125. P. 53–72. doi: 10.1127/0006-8152/2003/0125-0053
- USDA, Agricultural Research Service, National Plant Germplasm System. *Taxon: Fragaria moschata* Weston. Germplasm Resources Information Network (GRIN-Taxonomy). National Germplasm Resources Laboratory, Beltsville, Maryland. 2020. URL: <https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/taxonomydetail.aspx?id=257>. (Accessed 19 February 2020).
- Wolyn D. J., Jelenkovic G. Nucleotide sequence of an alcohol dehydrogenase gene in octoploid strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch) // Plant Mol. Biol. 1990. Vol. 14. P. 855–857. doi: 10.1007/bf00016518
- Yang Y., Davis T. M. New perspective on polyploid *Fragaria* (Strawberry) genome composition based on large-scale, multi-locus phylogenetic analysis // Genome Biol. Evol. 2017. Vol. 9 (12). P. 3433–3448. doi: 10.1093/gbe/evx214

***Fragaria moschata* Weston. (Rosaceae) phytocenotic confinement in the Yenisey Sayan Mountains**

S. O. BATURIN¹, N. V. STEPANOV², E. A. FILIPENKO¹

¹*The Federal Research Center Institute of Cytology and Genetics
Russian Federation the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
630090, Novosibirsk, Lavrent'ev av., 10
E-mails: SO_baturin@mail.ru, ea.filipenko@mail.ru*

²*Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, Svobodnyi str., 79
E-mail: stepanov-nik@mail.ru*

Generally accepted that *F. moschata* is a common element of the nemoral flora. Its area occupies the territory from western borders of Europe and reaches the Ural Mountains on the East. From the last part of the XX century, data of detections of musk strawberries in plant communities in Western and Eastern Siberia, including the southern part of the Krasnoyarsk region, have been appeared. Locations of such cenopopulations of musk strawberry described for small-leaved forests (mainly) and fir forests of the Yenisei Sayan Mountains. The article aims to describe the phytocenotic confinement of growth in the Yenisei Sayan Mountains of two populations of *F. moschata* (samples No. 17-16 and No. 18-28), verified by cytogenetic tests and PCR diagnostics. We have shown that samples No. 17-16 and No. 18-28, in hybridization with experimental samples of *F. moschata* of European origin, form full-fledged achenes with germination characteristics of the species. To establish the species affiliation of the samples, we used a molecular marker – the alcohol dehydrogenase (*adh1*) gene. Comparing the DNA amplification result for samples No. 17-16 and No. 18-28 with primers specific for the *adh1* gene sequence showed the lengths of amplified fragments identity set for investigated samples to the *F. moschata* of European origin PCR profile. Comparison of the floristic similarity of these two plant communities, where the studied samples of *F. moschata* grow, showed little correspondence of these communities in species composition ($K_J = 0.2$). This fact indicates the ability of *F. moschata* to develop not only ecological niches of small-leaved forests close to its needs (sample no. 17-16) but also fir forests (sample no. 18-28) in the Yenisey Sayan Mountains. The article discussed the origin (allochthonous or autochthonous type) of *F. moschata* population in the natural plant communities of the Yenisey Sayan Mountains on previous herbarium collections and our samples.

Key words: *Fragaria moschata* Weston., phytocenotic confinement, nemoral species, *adh1* gene, PCR-based diagnostics, distribution, ornitochory, Yenisey Sayan Mountains.