

Натурализация *Fragaria × ananassa* Duch. в Западной Сибири

С. О. БАТУРИН

Институт цитологии и генетики СО РАН
630090, Новосибирск, просп. акад. Лаврентьева, 10
E-mail: SO_baturin@mail.ru

Статья поступила 17.04.15

Принята к печати 11.11.15

АННОТАЦИЯ

Процесс натурализации *Fragaria × ananassa* в Западной Сибири длится около 80 лет с момента появления первых сортов крупноплодной земляники на опытных селекционных участках в 1933 г. За столь длительный промежуток времени инвазионный статус вида изменился незначительно – с *casual alien plants* до *naturalized plants*, а по степени натурализации соответствует колонофиту. Причиной появления *F. × ananassa* в естественных фитоценозах является орнитохория. В настоящее время натурализация *F. × ananassa* происходит в двух направлениях: генетические преобразования в длительно существующих ценопопуляциях и повторный занос в естественные фитоценозы новых экотипов того же вида. Высокая гибель проростков у натурализовавшейся *F. × ananassa* не позволяет виду активно занимать регенерационные экологические ниши в естественных фитоценозах, что исключает для *F. × ananassa* статус инвазионного вида (*invasive plants*) на данном этапе натурализации *F. × ananassa* в Западной Сибири.

Ключевые слова: *Fragaria × ananassa* Duch., *Fragaria vesca* L., натурализация, колонофит, инвазионный вид, адвентивная флора, изменчивость, адаптация, Западная Сибирь.

Интродуцированные растения в настоящее время часто занимают прочное лидирующее положение в списочном составе адвентивного компонента местной природной флоры [Крылов, 2008; Куклина, 2011; Третьякова, 2011]. Многие из них получают статус инвазионных видов [Виноградова и др., 2009], представляющих угрозу эволюционно сложившемуся видовому составу фитоценозов аборигенных флор [Крылов, 2008; Виноградова и др., 2009]. Исследования адвентивных компонентов флор регионов показали, что степень натурализации вида, а следовательно, и опас-

ность его для местной флоры зависит от климатических особенностей местности, к которым вид-интродуцент либо смог выработать адаптации, либо нет [Бялт А. В., Бялт В. В., 2011; Куклина, 2011; Третьякова, 2011]. Так, по мнению А. С. Третьяковой [2011], низкая доля (4 %) адвентивных видов во флоре Среднего Урала свидетельствует о выраженной барьерной роли климатогенных сообществ. Тем не менее, по мнению многих исследователей, в регионах необходим мониторинг адвентивных видов [Виноградова и др., 2009; Бялт А. В., Бялт В. В., 2011; Кузьмин, Швецов, 2012].

Крупноплодная земляника (*Fragaria* × *ananassa* Duch., $2n = 8x = 56$) на Евразийском континенте является видом-интродуцентом. Его происхождение обусловлено случайным скрещиванием в начале XVIII в. двух совместно выращиваемых в Версальском ботаническом саду в Париже октоплоидных дикорастущих американских видов *Fragaria chiloensis* (L.) Duch. и *F. virginiana* × Mill. [Darrow, 1966]. Первые гибридные сеянцы формировали большие, сладкие, ароматные ягоды, что обеспечило практическую основу для их дальнейшего широкого выращивания и селекции на основе того, что крупноплодность ягод стабильно передавалась семенному потомству при скрещиваниях. В Россию первые экземпляры *F. × ananassa* попали в 1696 г. из Азова по указу царя Петра I. В Сибири крупноплодную землянику начали выращивать с конца XIX в. в Приенисейской губернии, а с 1932 г. в Красноярске начаты сбор и изучение сортов на научной основе [Леонова, Леонов, 1951]. Все сорта *F. × ananassa* могут репродуцироваться как вегетативным способом при помощи наземных укореняющихся столонов, так и семенным способом. В последнем случае сеянки могут развиваться как в результате перекрестного опыления, так и самоопыления [Дука, 1959; Darrow, 1966]. Вид *F. × ananassa* – исходно трехдомный. Цветки на одном растении могут быть либо только пестичные, либо обоеполые, либо тычиночные. Последний вариант встречается крайне редко, поскольку в результате селекционного отбора тычиночный тип цветков постоянного выбраковывался.

Ягоды крупноплодной земляники охотно поедаются лесными птицами, и семена могут попадать с экскрементами на почву на значительном расстоянии от места произрастания плодоносящих растений [Мальчевский, Пукинский, 1983]. Так, в лесопарковой зоне городов, в сосновых лесах, по берегам водоемов, деградированных лугах и лесных полянах, вдоль лесных дорог возникают небольшие по площади клоны *F. × ananassa* [Сенатор, Саксонов, 2010; Мининзон, 2012]. Сведения о процессах натурализации *F. × ananassa* в Западной Сибири крайне малочисленны. Для Новосибирской области одичавшая *F. × ananassa* приводится в списке

адвентивных видов как эргазиофит и колонофит [Шауло, Зыкова, 2013]. Цель данной работы – оценить степень натурализации вида *F. × ananassa* и перспективы его соотнесения к статусу инвазионного вида для Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Натурализовавшиеся образцы *F. × ananassa* изучены в ходе экспедиционных поездок по Новосибирской и Кемеровской областям, а также Алтайскому краю и республике Хакасия в течение 2002–2013 гг. Более тщательно обследован ленточный сосновый бор, примыкающий к лесопарковой зоне Академгородка (Советский р-н, г. Новосибирск). Всего обследовано 23 ценопопуляции натурализовавшейся *F. × ananassa*, подробно изучено шесть образцов следующего происхождения: № 03-1 – разреженный сосновый ленточный бор, побережье Новосибирского водохранилища, Новосибирская обл., Ордынский р-н; № 07-6 и № 07-7 – мезофитный сосновый лес с травянисто-кустарничковым покровом в междунном понижении, обочина лесной тропинки, г. Новосибирск, окрестности Академгородка; № 09-3 – мезофитный разреженный сосновый лес с травянистым покровом, обочина лесной дороги, Новосибирская обл., окрестности г. Бердска, территория курорта-отеля “Сосновка”; № 09-6 – пойменное луговое разнотравье, на искусственном земляном куполе, Новосибирская обл., Маслянинский р-н, долина р. Кинтереп; № 10-11 – смешанный сосновый лес, лесопарковая зона в студенческом городке НГУ, г. Новосибирск, окрестности Академгородка; № 13-6 – мезофитный разреженный сосновый лес с травянистым покровом, Новосибирская обл., Новосибирский р-н, территория ДОЛ им. О. Кошечего. Исследования проводились традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом в сочетании со сбором семенного и живого материала для изучения в условиях экспериментального участка. При выращивании собранных образцов в условиях опытного участка к ним применялся антиморфологический, цитологический анализы, проводился учет завязываемости семян, их лабораторной всхожести, успешности гибридизации. Окраску

пыльцы проводили ацетокарминовым красителем [Барыкина и др., 2004], а окраску хромосом – лактопропионовым орсеином [Preeda et al., 2007]. Завязывание семян (семенификация, %) определяли как процентное отношение числа развившихся семян к общему числу семязачатков в цветке у 30 случайно отобранных ягод. Для этого ягоды разрезали на 2–4 части, которые плотно прижимали к листу тонкого картона, высушивали при комнатной температуре и подсчитывали семянки и семязачатки для каждой ягоды с помощью бинокулярного микроскопа Микромед МС-2 ZOOM. Анализ всхожести проводился на 300 семянках от каждого образца (100 шт. в трехкратной повторности). Семянки проращивались при температуре +20...+22 °С в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге после стратификации при температуре +2 ...+3 °С в течение 3 мес. Энергию прорастания определяли на 15-е сутки после начала проращивания. При определении степени натурализации вида руководствовались общепринятой классификацией [Richardson et al., 2000], статус инвазионного вида для натурализовавшейся *F. × ananassa* оценивали, учитывая рекомендации Ю. К. Виноградовой с соавт. [2009].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Натурализовавшиеся растения *F. × ananassa*, как правило, произрастают на хорошо освещенных участках, часто вдоль лесных тропинок и дорог. Большая часть обследованных образцов таких растений произрастала в разреженном сосновом лесу или на мезофитных участках ленточного бора – 18 образцов (80,0 %). Один образец (№ 09-6) обнаружен в пойме малой реки на вершине земляного купола, образованного деятельностью дорожной техники, один – на опушке смешанного леса, другой – на опушке разреженного пихтового леса, остальные – на южных опушках березово-осинового леса. Все образцы находились на значительном удалении (3–15 км) от ближайших участков с посадками сортовой крупноплодной земляники, т. е. их местонахождение исключает причину появления в результате выброса растительных отходов с дачного участка. Изученные

на месте произрастания образцы одичавшей *F. × ananassa* чаще представляли собой довольно однородное по морфологическим признакам растительное потомство – клон, возникший от одного растения – сеянца. Площадь произрастания составляет от 1 до 20 м², в среднем – 5–7 м².

Развитие ягод у *F. × ananassa* в естественных фитоценозах, как правило, низкое, составляет в среднем 22,6 % (образец № 10-11). Так, на одном цветоносе с 3–5 цветками ягоды развиваются только на 1–2 цветках. Часто встречаются ягоды неполноценные, с единичными семянками, а также цветоносы без ягод, особенно у клонов, произрастающих в тенистых сырых местах под пологом соснового леса (образцы № 07-6, № 07-7), где цветки малозаметны для насекомых-опылителей. Однако цветение одичавшей *F. × ananassa* происходит полноценно. Начинается примерно на неделю позже, чем у *F. vesca*, но периоды цветения двух этих видов частично совпадают. Антормологический анализ пыльцы у случайно отобранных для этой цели образцов показал ее хорошее качество. Так, у образца № 07-6 выполненность пыльцы составила 85,6 %, а у образца № 09-6 – 78,6 %. Поскольку для обоеполюх образцов *F. × ananassa* характерна самоплодность, то в режиме принудительного самоопыления (в изоляторе) можно оценить степень самосовместимости по образованию семян на ягоде, в том числе обусловленной качеством пыльцы. Нами проведен опыт по анализу самофертильности на двух образцах (№ 07-7 и 09-6) в режиме принудительного самоопыления. В результате получены полноценные ягоды с семянками у этих образцов. При этом коэффициент семенификации у образца № 07-7 составил 39,1 % при коэффициенте вариации CV = 44,1 %, а у образца № 09-6 – 40,7 % (CV = 40,6 %). У образца № 09-6 собраны ягоды на месте произрастания в естественном фитоценозе для анализа завязываемости семянок. Коэффициент семенификации составил 65,2 % при CV = 20,1 %. Для сравнения следует отметить, что завязываемость семянок в режиме открытого опыления у широко известных в России сортов Фестивальная и Мици Шиндлер при открытом опылении составила 59,4 % (CV = 16,4 %) и

Т а б л и ц а 1

Всхожесть семян, полученных с участием образцов натурализовавшейся *F. × ananassa*, 2008 г.

Комбинация скрещивания	Семенификация, %	Высеяно семян, шт.	Всхожесть семян, %
№ 07-7 (самоопыление)	41,1 ± 3,5	304	45,1
№ 07-7 × № 07-6	67,2 ± 3,9	121	37,2
Сорт “Мици Шиндлер” × № 07-7	64,1 ± 2,7	86	43,0
Сорт “Мици Шиндлер” × № 07-6	58,8 ± 2,5	169	20,1
96/5-57-1 × № 07-7	57,2 ± 1,7	143	69,2

П р и м е ч а н и е. 96/5-57-1 - образец *F. × ananassa* из гибридного фонда ИЦиГ СО РАН.

68,4 % (CV = 27,8 %) соответственно. Таким образом, в естественных фитоценозах одичавшая *F. × ananassa* имеет хороший потенциал к воспроизводству не только при помощи наземных столонов с укореняющимися розетками, но и при помощи семян. Процесс семенификации у натурализовавшихся образцов *F. × ananassa* происходит на уровне стандартных сортов *F. × ananassa* в условиях агротехнического ухода. Однако наличие семян это только условие для воспроизводства растения. Необходимо убедиться в их всхожести и способности ювенилов развиваться в имматурные и затем генеративные растения. Мы попытались в условиях эксперимента оценить данные возможности. Для этого использовалась пыльца натурализовавшихся образцов *F. × ananassa* в направленных скрещиваниях (табл. 1).

Из данных табл. 1 следует, что полученные семянки обладают средней всхожестью (около 43 %), которая варьирует от 20,1 до 69,2 %. Проростки развиваются полноценно, и в конечном итоге мы получили генеративные растения, что свидетельствует о возможности эффективного участия пыльцы одичавшей *F. × ananassa* в семенной репродукции ценопопуляций этого вида. Данное утверждение хорошо дополняют результаты проращивания семян, собранных в местах

произрастания образцов натурализовавшейся *F. × ananassa* (табл. 2). Их всхожесть имела близкие к предыдущему эксперименту пределы варьирования – от 23,3 до 76,3 %, и в среднем составляла 50,1 %. Среди изученных образцов одичавшей *F. × ananassa* встречаются представители как с высокими показателями всхожести семян – № 09-6, так и с довольно низкой всхожестью – например, образец № 10-11. Однако у последнего в ювенильные растения развивается до 70 % проростков, в отличие от образцов № 09-6 и № 07-7 – 24,1 и 29,9 % соответственно. Следует отметить, что образец № 10-11 отражает устойчивую ценопопуляцию натурализовавшейся *F. × ananassa* в лесопарковой зоне Академгородка. В среднем на цветонос данной ценопопуляции приходится $4,3 \pm 0,2$ цветков. Анализ развития ягод на выборке из 76 цветоносов показал, что после цветения ягоды развиваются далеко не на всех цветоносах и цветках в цветоносе. Доля сформировавшихся ягод от числа цветков в цветоносе в среднем составила 22,6 %. Характерно наличие цветоносов, на которых и вовсе не оказалось развития ягод после цветения. Доля таких цветоносов достаточно высока – 28,9 %.

Для понимания перспектив семенного воспроизводства уже сформировавшихся цено-

Т а б л и ц а 2

Всхожесть семян образцов натурализовавшейся *F. × ananassa*, 2010 г.

Образец	Семян, шт.	Проростков, шт.	Всхожесть, %	Энергия прорастания, %	Ювенильных растений	
					шт.	%
№ 09-6	500	377	75,4	46,4	91	24,1
№ 07-7	404	184	45,5	30,7	55	29,9
№ 10-11	86	20	23,3	11,6	14	70,0

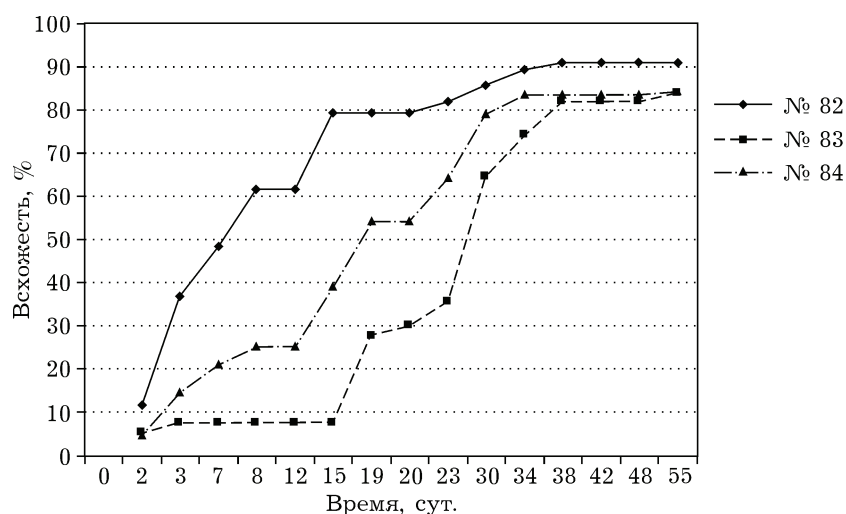


Рис. 1. Динамика всхожести семян в братско-сестринских скрещиваниях образца одичавшей *Fragaria* × *ananassa*

популяций *F.* × *ananassa* нами проведен эксперимент, моделирующий переопыление близкородственных растений в ценопопуляции и последующее прорастание семян. Для этого мы в братско-сестринских скрещиваниях использовали генеративное потомство, полученное от самоопыления образца № 07-7 (см. табл. 1). Результаты этого эксперимента представлены в табл. 3 и на рис. 1.

Из таблицы следует, что во всех трех вариантах близкородственного скрещивания наблюдается высокая всхожесть семян – от 83,9 до 90,8 %. В среднем по трем семьям всхожесть составляет 86,3 %, что несколько выше этого значения для аборигенного вида *F. vesca* – 79,3 % [Батурин, 2009]. Однако доля проростков, развившихся в ювенильные растения (33,8–48,7 %), у натурализовавшейся *F.* × *ananassa* невысока в сравнении с таковым показателем для *F. vesca* (70,9 %) [Батурин, 2009]. Обращает на себя внимание характер динамики прорастания семян в этих трех комбинациях скрещиваний (см. рис. 1). Согласно анализу показателя “энергия

прорастания семян”, наблюдается три типа всхожести. Первый тип имеет высокую энергию прорастания семян – 79,2 %, второй тип прорастания, наоборот, имеет низкую всхожесть на старте (7,5 %), но спустя 20 дней после посева начинает быстро увеличивать долю проросших семян. И, наконец, третий тип прорастания является промежуточным между первым и вторым, представляя собой достаточно плавное увеличение доли проросших семян в течение 34 дней с момента прорастания. Энергия прорастания данного типа составляет 39,1 %. Для сравнения, энергия прорастания семян у *F. vesca* – 30,3 % [Батурин, 2009]. Очевидно, что в фитоценозах, в зависимости от наличия благоприятных условий для прорастания семян *F.* × *ananassa*, может реализоваться тот или иной тип прорастания, увеличивая шансы семенного воспроизведения ценопопуляции.

Таким образом, полученные результаты по близкородственному скрещиванию внутри ценопопуляции натурализовавшейся *F.* × *ananassa*, указывают на выраженный потенци-

Т а б л и ц а 3
Всхожесть семян при инбридинге натурализовавшейся *F.* × *ananassa*, 2012 г.

Номер семьи	Комбинация скрещивания	Семянков, шт.	Проростков, шт.	Всхожесть, %	Энергия прорастания, %	Ювенильных растений	
						шт.	%
82	37-25 × 37-10	120	109	90,8	79,2	40	36,7
83	37-9 × 37-26	93	78	83,9	7,5	38	48,7
84	37-10 × 37-25	151	127	84,1	39,1	43	33,8

ал к семенному воспроизведению, которое имеет показатели, близкие к аборигенному виду *F. vesca*, за исключением выживаемости проростков. У натурализовавшейся *F. × ananassa* довольно высокая гибель проростков, что, соответственно, обуславливает малую долю и ювенильных растений. Поскольку наступление генеративного состояния происходит на следующий год вегетации, то высок риск вымерзания ювенилов при перезимовке. Все это не позволяет *F. × ananassa* активно занимать регенерационные экологические ниши в естественных фитоценозах.

Для семян дикорастущих видов *Fragaria* основной способ диссеминации – зоохория. Так, ягоды дикорастущей земляники охотно поедаются лесными птицами (иволга, тетерев, рябчик) [Мальчевский, Пукинский, 1983], и семена с экскрементами могут попадать в почву на значительном расстоянии от места произрастания плодоносящих растений. Наличие произрастающих растений *F. × ananassa* в лесных фитоценозах свидетельствует о том, что они туда попали с экскрементами птиц. В Западной Сибири культурные посадки *F. × ananassa* в дачных обществах преимущественно посещают слетки дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* Linnaeus, 1758) и сороки (*Pica pica* Linnaeus, 1758) с целью дополнительного питания мякотью зрелых ягод. Для подтверждающего эксперимента были выделены семянки земляники из экскрементов дрозда-рябинника, собранных в междурядьях коллекции сортов, гибридов и видов *Fragaria* ИЦиГ СО РАН, расположенной в лесопарковой зоне Академгородка. Результаты проращивания семянок, прошедших через желудочно-кишечный тракт птиц, представлен на рис. 2.

Опыт показал, что для семянок, прошедших через желудочно-кишечный тракт птицы, имеется существенное увеличение значений энергии прорастания и всхожести семянок в сравнении с аналогичными показателями контроля – семянок, извлеченных из ягод. Так, энергия прорастания в опытном варианте составила 50,0 %, а в контроле – всего 17,3 %, конечная всхожесть семянок в опыте зафиксирована на уровне 52,0 %, а в контроле – 19,0 %. В итоге энергия прорастания опытных семянок в 2,9 раза выше, чем в контроле. Таким образом, семянки *F. × ananassa*, прошедшие через желудочно-кишеч-

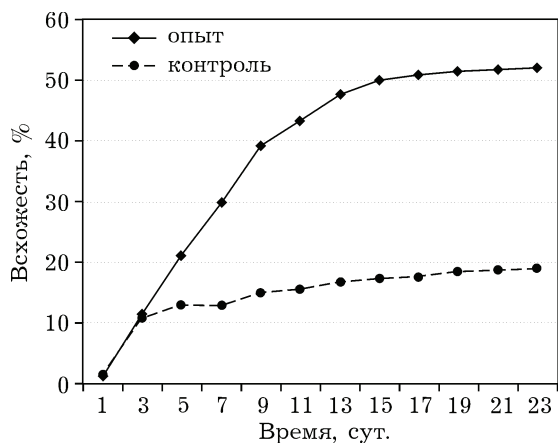


Рис. 2. Динамика всхожести семянок *F. × ananassa*, прошедших через желудочно-кишечный тракт дрозда-рябинника

ный тракт птицы, имеют важное преимущество – быструю и дружную всхожесть в виргинильном периоде онтогенеза, что увеличивает успешность конкуренции проростков и затем ювенилов за ресурсы среды в начале вегетационного периода. Изучение семенного потомства, полученного из опытных семянок, показало, что оно неоднородно по видовому составу. Так, из 212 растений опытного варианта 204 (96,2 %) сеянца относятся к виду *F. × ananassa*, 7 (3,3 %) – к *F. vesca* и 1 – к *F. moschata* (0,5 %). Такое разнообразие легко объясняется наличием одновременно плодоносящих разных видов *Fragaria* в коллекции. Естественно предположить, что семянки данных видов (и не только их) могут переноситься птицами в желудке на далекие расстояния от культурных посадок и попадать с экскрементами в естественные фитоценозы. В связи с этим произрастание растений *F. × ananassa* в естественных фитоценозах Западной Сибири преимущественно обусловлено орнитохорией – заносом птицами с культурных посадок.

Растения в ценопопуляциях *F. × ananassa* по биоморфологическим признакам, как правило, слабо различаются между собой, что указывает на преобладание вегетативного способа репродукции в таких ценопопуляциях. Тем не менее свидетельством присутствия семенного способа репродукции следует считать наличие половой структуры в некоторых изученных ценопопуляциях (№ 03-1, № 13-06), когда имеются растения, несущие

либо пестичные цветки, либо обоеполые (гинодиэция). Так как для *F. × ananassa* свойственна как автогамия, так и аллогамия (даже в пределах одного цветка), то для семяобразования у растений с пестичными цветками требуется пыльца с обоеполых растений этого вида, которая переносится насекомыми-опылителями. В итоге из сформированных семян возникают растения двух половых типов – с пестичными цветками и обоеполыми, согласно детерминации типа пола цветков у *F. × ananassa* [Фадеева, 1975; Hummer et al., 2011]. Следует отметить, что растений с тычиночными цветками нами пока не обнаружено. Единственное растение с подозрением на тычиночный тип цветков, выделенное из ценопопуляции, представленной образцом № 09-3, оказалось обоеполым при выращивании его в условиях экспериментального участка с полноценным минеральным питанием. Однако такие растения в условиях естественного произрастания выполняют функциональную роль тычиночных растений. Таким образом, ценопопуляции натурализовавшейся *F. × ananassa* стремятся к половой дифференциации особей, характерной для исходных родительских видов *F. chiloensis* и *F. virginiana*, которые являются собственно двудомными видами [Darrow, 1966; Hummer et al., 2011]. Отметим, что в ценопопуляциях натурализовавшейся *F. × ananassa*, прошедших неоднократное семенное возобновление в условиях естественных фитоценозов, визуально фенотип растений более близок к фенотипу дикого типа исходного вида *F. virginiana*, чем к *F. chiloensis*. Так, ягоды становятся кисловатыми, семянки темно-красного цвета и глубоко погружены в мякоть, ягоды овальной или сердцевидной формы, листовая пластинка тонкая с матовой поверхностью зеленого или светло-зеленого цвета, средний листочек листа имеет ромбическую или округло-ромбическую форму и др. В ценопопуляциях, которые представлены преимущественно растениями первой семенной генерации (вегетативные потомки одного сеянца), еще сохраняются признаки культурной *F. × ananassa*. Перспектива их внедрения в фитоценоз будет зависеть во многом от условий произрастания, основными из них являются наличие достаточной освещенности и минерального питания. По-

следние, как правило, присутствуют вдоль лесных дорог, тропинок, в разреженном сосновом лесу, например, на территории детского оздоровительного лагеря или санатория, где нами часто обнаруживаются экземпляры одичавшей *F. × ananassa*. В ценопопуляциях, имеющих длительный период произрастания (10 и более лет), изменчивость особей по биоморфологическим признакам становится незначительной. Вероятно, частичное семенное возобновление в таких популяциях способствует отбору сеянцев только определенного фенотипа, адаптированного к новым условиям. В пользу этого утверждения свидетельствуют данные визуального анализа изменчивости сеянцев, полученных от братско-сестринских скрещиваний растений из ценопопуляции № 07-7 (см. табл. 3). Сеянцы трех семей очень сходны по биоморфологическим признакам как внутри семей, так и между ними.

Из аборигенных представителей рода *Fragaria* в Западной Сибири следует отметить два диплоидных вида – *F. vesca* L. и *F. viridis* Duch. В естественных фитоценозах растения натурализовавшейся *F. × ananassa* зачастую произрастают среди растений аборигенного диплоидного вида *F. vesca*, реже среди *F. viridis*. Известно, что при скрещиваниях *F. vesca* ($2x$) × *F. × ananassa* ($8x$) и *F. viridis* ($2x$) × *F. × ananassa* ($8x$) в условиях эксперимента семена практически не развиваются. Напротив, где материнской формой является *F. × ananassa*, семянки успешно формируются и из них развиваются стерильные или полустерильные хорошо облиственные гибриды с промежуточным числом хромосом ($2n = 5x = 35$) [Фадеева, 1975]. В лесопарковой зоне Академгородка г. Новосибирска в зоне совместного произрастания аборигенного вида *F. vesca* и натурализовавшейся *F. × ananassa* (образец № 10-11), обнаружен клон земляники, у которого растения содержат пентаплоидное число хромосом в соматических клетках ($2n = 35$). Растения произрастают под пологом смешанного леса и занимают примерно 15 м^2 . Они формируют довольно высокие светло-зеленые листья с крупными долями, цветки развиваются пестичного типа, однако ягоды с семенами не образуются. Поскольку эти растения имеют промежуточный характер морфологических признаков и соматическое число хромосом между *F. × ana-*

nassa и *F. vesca*, мы полагаем, что исходное растение этого клона возникло как результат спонтанной гибридизации *F. × ananassa* и *F. vesca*. Это пока единственный случай обнаружения пентаплоидных межвидовых гибридов естественного происхождения.

ОБСУЖДЕНИЕ

В России размещение культурных посадок крупноплодной земляники происходило в непосредственной близости от естественных фитоценозов, поэтому процесс натурализации вида, благодаря орнитохории, был неизбежен. Так, возникли небольшие по площади клоны *F. × ananassa* в лесопарковой зоне городов, в сосновых лесах, по берегам водоемов, деградированных лугах и лесных полянах, вдоль лесных дорог [Сенатор, Саксонов, 2010; Мининзон, 2012]. В конспектах региональных флор России уже нередко можно встретить *F. × ananassa* как более или менее одичавший вид, с характеристикой по степени натурализации как колонофит [Васюков, 2004; Раков, 2006; Нотов и др., 2009; Агеева, Силаева, 2010; Сенатор, Саксонов, 2010]. Более того, данный вид уже встречается в списочном составе растений в некоторых определителях растений [Горчаковский и др., 1994; Маевский, 2006]. Процесс одичания *F. × ananassa* имеет место не только в России, но и за рубежом. Данный вид отмечен в списочном составе адвентивных видов в Британской Колумбии [Lomer et al., 2002], Японии [Mito, Uesugi, 2004], Новой Зеландии [Mahon, 2007], Польше [Woch et al., 2013].

Процесс натурализации *F. × ananassa* в Западной Сибири необходимо связывать с началом интродукции культурных сортов крупноплодной земляники. Появление первых сортов *F. × ananassa*, согласно имеющимся опубликованным сведениям, следует отнести к 1933 г., когда в Сибири стали организовываться первые плодово-ягодные зональные станции и опорные пункты, где в сортимент включили ягодные растения и сорта крупноплодной земляники [Леонов, Леонова, 1951]. Уже в 1939 г. в результате селекционной работы на Новосибирской плодово-ягодной опытной станции получены первые сибирские сорта Полярная, Смена, Народная, а в 1944 г. – сорт Сеянец Комсомолки [Лео-

нова, Леонов, 1951], которые стали распространяться среди садоводов-любителей. Таким образом, началом интродукции *F. × ananassa* в Западной Сибири следует считать 1933 г., и этот процесс продолжается до настоящего времени в виде апробации на опытных участках плодово-ягодных станций и садоводческих участках новых сортов отечественного и зарубежного происхождения. Период натурализации *F. × ananassa* в Западной Сибири составляет около 80 лет, и за этот временной промежуток инвазионный статус вида изменился незначительно – с *casual alien plants* до *naturalized plants* по степени натурализации [Richardson et al., 2000]. Согласно исследованию репродуктивного поведения натурализовавшейся *F. × ananassa* в Западной Сибири, мы не ожидаем в ближайшем будущем включения *F. × ananassa* в категорию *invasive plants*, для которой характерно воспроизводство вида в большом количестве, в том числе и на значительном удалении от родительских особей, наличие возможности потенциального распространения на значительные территории [Виноградова и др., 2009]. В связи с этим нет оснований включать натурализовавшийся вид *F. × ananassa* в Западной Сибири в “Черную книгу” – список чужеродных видов растений, изменяющих сложившиеся фитоценозы и, как правило, имеющих статус инвазионных видов [Виноградова и др., 2009; Мининзон, 2012].

С другой стороны, натурализовавшиеся ценопопуляции *F. × ananassa* имеют потенциал для участия в формообразовательном процессе за счет межвидовой гибридизации с представителями автохтонной флоры Западной Сибири – диплоидными видами *Fragaria vesca* и *Fragaria viridis*. Показано, что вид *F. × ananassa* скрещивается с видами *F. vesca* и *F. viridis* с формированием не только стерильных потомков, но и частично фертильных, в частности с *F. vesca* [Фадеева, 1975]. Стерильные гибриды длительное время могут существовать в виде клона, поддерживая свою численность вегетативным размножением и включаясь в круговорот веществ местного биоценоза. На побережье Тихого океана в Калифорнии (США) среди совместно произрастающих *Fragaria chiloensis* (8x) – родительский вид *F. × ananassa*, и *F. vesca* (2x) обнаружены две “колонии” естественных

пентаплоидных ($2n = 35$) стерильных гибридов, возникших благодаря спонтанной гибридизации *F. chiloensis* и *F. vesca* [Bringhurst, Khan, 1963]. Позднее среди этих гибридов описаны растения, имеющие 6х и 9х уровни плоидности, которые возникли благодаря участию в оплодотворении нередуцированных гамет одного из родительских видов [Bringhurst, Senanayake, 1966]. В 1999 г. данная ценопопуляция зарегистрирована как новый вид *Fragaria × bringhurstii* Staudt естественного гибридного происхождения между аборигенными видами *F. chiloensis* и *F. vesca* с небольшим ареалом на Западном побережье США. Число хромосом для данного вида принято указывать 5х, 6х и 9х, воспроизводство особей преимущественно происходит через вегетативное размножение [Hummer et al., 2011]. Приведенные сведения указывают на потенциальную возможность формообразовательного процесса с участием натурализовавшейся *F. × ananassa* в сибирском регионе. Обнаруженный нами пентаплоидный гибрид – свидетельство начала этого процесса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процесс натурализации *F. × ananassa* в Западной Сибири в настоящее время происходит активно и имеет тенденцию развиваться в двух направлениях: генетические преобразования во внедренных ранее ценопопуляциях и занос в естественные фитоценозы новых экотипов того же вида. По степени натурализации этот вид *F. × ananassa* соответствует статусу колонофита. Способность воспроизводить себя семенным способом и наличие половой структуры ранее натурализовавшихся ценопопуляций *F. × ananassa* свидетельствует о том, что вид находится на этапе накопления изменчивости [Скворцов, Майтулина, 1989]. Высокая гибель проростков у натурализовавшейся *F. × ananassa* не позволяет виду активно занимать регенерационные экологические ниши в естественных фитоценозах, что исключает статус инвазионного вида на данном этапе натурализации *F. × ananassa* в Западной Сибири.

Работа выполнена по бюджетному проекту VI.53.1.1. и при финансовой поддержке экспедиционных грантов СО РАН 2002–2013 гг.

ЛИТЕРАТУРА

- Агеева А. М., Силаева Т. Б. К адвентивной флоре бассейна реки Мокши в пределах Приволжской возвышенности // Тр. Рязанского отд. Рус. ботан. о-ва. Окская флора: мат-лы Всерос. школы-семинара по сравнительной флористике, посвящ. 100-летию “Окской флоры” А. Ф. Флерова / под ред. М. В. Казаковой. Рязань: Изд-во Ряз. гос. ун-та, 2010. Вып. 2. С. 157–161.
- Батурин С. О. Особенности прорастания семян *Fragaria vesca* L. из нетипичных экотопов Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2009. № 6. С. 863–868 [Baturin S. O. Peculiarities of Seed germination of *Fragaria vesca* L. from the Atypical Ecotopes of Western Siberia // Contemporary Problems of Ecol. 2009. N 6. P. 863–868].
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2004. С. 151–158.
- Бялт А. В., Бялт В. В. Адвентивные виды сем. Caryophyllaceae Juss S. L. на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 35–38.
- Васюков В. М. Растения Пензенской области (конспект флоры): Пенза: Изд-во Пенз. гос. ун-та, 2004. 184 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Горчаковский П. Л., Шурова Е. А., Князев М. С. и др. Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.
- Дука С. Х. Биология и селекция садовой крупноплодной земляники (*Fragaria × ananassa* Duch.) // Науч. тр. Украинского НИИ садоводства. Киев: Гос. изд-во с/х лит-ры УССР, 1959. 119 с.
- Крылов А. В. Адвентивный компонент Калужской области: динамика и натурализация видов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калуга, 2008. 16 с.
- Кузьмин З. И., Швецов А. Н. Интродукция, переселение растений и проблемы экологической безопасности // Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия мировой флоры: мат-лы Междунар. конф., посвящ. 80-летию Центр. ботан. сада НАН Беларуси. Минск, 2012. Ч. 1. С. 167–171.
- Куклина А. Г. Натурализация североамериканских видов ирги (*Amelanchier Medik.*) во вторичном ареале // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 1. С. 52–58. [Kuklina A. G. Naturalization of *Amelanchier* species from North America in the secondary distribution range // Rus. Journ. Biol. Invasions. 2011. N 1. P. 52–58].
- Леонова Ю. Г., Леонов И. М. Сорта плодово-ягодных растений в Сибири. Новосибирск: Новосиб. обл. гос. изд-во, 1951. С. 16–281.
- Маевский П. Ф. Флора Средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1983. Т. 2. 504 с.
- Мининзон И. Л. Черная книга флоры Нижегородской области: чужеродные виды растений, заносные и культивируемые, активно натурализующиеся в условиях Нижегородской области. Нижний Новгород, 2012 (руссад.рф/doc/mininzon.doc)

- Нотов А. А., Павлов А. В., Нотов В. А. Адвентивная флора национального парка “Завидово” // Вестн. ТьГУ. Сер. Биология и экология. 2009. Вып. 12. С. 153–172.
- Раков Н. С. О флоре и растительности села Архангельское (левобережье Ульяновской области) // Фитодиверситет Восточной Европы. 2006. № 1. С. 47–84.
- Сенатор С. А., Саксонов С. В. Критическая флора Волжского бассейна: 3. Заметки о некоторых видах флоры Самарской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2010. Т. 12, № 1. С. 50–53.
- Скворцов А. К., Майтулина Ю. К. Адвентивные растения как модель для изучения микроэволюционных процессов // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР (мат.-лы совещ. 1–3 февраля 1989 г.). М.: Наука, 1989. С. 6–8.
- Третьякова А. С. Инвазионный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 3. С. 62–69.
- Фадеева Т. С. Генетика земляники. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 184 с.
- Шауло Д. Н., Зыкова Е. Ю. Находки адвентивных видов в Новосибирской области // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 1 (11). С. 37–43.
- Bringhurst R. S., Khan D. A. Natural pentaploid *Fragaria chiloensis* – *F. vesca* hybrids in coastal California and significance in polyploid *Fragaria* evolution // Amer. Journ. Bot. 1963. Vol. 52. P. 658–661.
- Bringhurst R. S., Senanayake Y. D. A. The evolutionary significance of natural *Fragaria chiloensis* × *F. vesca* hybrids resulting from unreduced gametes // Ibid. 1966. Vol. 57. P. 969–976.
- Darrow G. The Strawberry. New York; Chicago: Holt, Rinehart and Winston, 1966. 447 p.
- Hummer K. E., Bassil N., Njuguna W. *Fragaria* // Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources, Temperate Fruits / ed. C. Kole, Berlin: Springer, 2011. P. 17–44.
- Lomer F., Klinkenberg R., Klinkenberg B. Annotated checklist of vascular plants of the islands of Richmond, British Columbia. 2002 // www.geog.ubc.ca/richmond/city/richmondchecklst.pdf
- Mahon D. J. Canterbury naturalized vascular plant checklist. Dept of Conservation, Christchurch. 2007. P. 45.
- Mito T., Uesugi T. Invasive alien species in Japan: The status quo and the new regulation for prevention of their adverse effects // Global Environ. Res. 2004. Vol. 8, N 2. P. 171–191.
- Preeda N., Yanagi T., Sone K., Taketa S., Okuda N. Chromosome observation method at metaphase and prometaphase stages in diploid and octoploid strawberries // Scientia Horticulturae. 2007. Vol. 114, N 2. P. 133–137.
- Richardson D. M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M. G., Panetta F. D., West C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distributions. Oxford, 2000. N 6. P. 93–107.
- Woch M. W., Radwacska M., Stefanowicz A. M. Flora of spoil heaps after hard coal mining in Trzebinia (southern Poland): effect of substratum properties // Acta Bot. Croat. 2013. Vol. 72, N 2. P. 237–256.

Naturalization of *Fragaria* × *ananassa* Duch. in Western Siberia

S. O. BATURIN

*Institute of Cytology and Genetics, SB RAS
630090, Novosibirsk, Lavrentyeva ave., 10
E-mail: SO_baturin@mail.ru*

The naturalization process of *Fragaria* × *ananassa* in Western Siberia has lasted for about 80 years, since the first garden strawberry cultivars appeared on agricultural experiment stations in 1933. Over such a long period of time the invasive status of the species has changed insignificantly (from “casual alien plants” to “naturalized plants”). According to the degree of naturalization, the species belongs to colonophytes. *F.* × *ananassa* appeared in natural phytocenoses due to ornitochory. At present the naturalization process of *F.* × *ananassa* is going in two directions: genetic transformation in the long-existing coenopopulations and re-invasion of new ecotypes of the same species into natural phytocenoses. The high death rate of seedlings of the naturalized *F.* × *ananassa* restricts the species from occupying regeneration niches in natural phytocenoses. Accordingly, the status of an “invasive species” is inapplicable to *F.* × *ananassa* at the present stage of naturalization in Western Siberia.

Key words: *Fragaria* × *ananassa* Duch., *Fragaria vesca* L., naturalization, colonophyte, invasive species, adventive flora, variability, adaptation, Western Siberia.