

УДК [582.933-152.42]:581.143.5

ТЕМПЫ КЛОНАЛЬНОГО РАССЕЛЕНИЯ И РЕГЕНЕРАТИВНАЯ АКТИВНОСТЬ *VERONICA FILIFORMIS* J.E. SMITH

© 2017 Виноградова Ю.К.*, Куклина А.Г.**, Галкина М.А.***

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, 127276
e-mail: * gbsad@mail.ru; ** alla_gbsad@mail.ru; *** mawa.galkina@gmail.com

Поступила в редакцию 24.04.2017

Отсутствие полового размножения не препятствует стремительному расширению инвазионного ареала чужеродного вида *Veronica filiformis* J.E. Smith (Plantaginaceae). Скашивание газонов или обработка их граблями вызывают фрагментацию побегов и увеличивают темпы вегетативного размножения *V. filiformis*. Установлено, что за вегетационный сезон диаметр клона этого вида может увеличиться в 25 раз, а число междоузлий – в 1–2 тыс. раз. Вероника нитевидная расселяется от места первоначальной интродукции (г. Москва) в северном направлении со скоростью 4 км/год, а в южном – со скоростью 10 км/год. На способность вида к регенерации в большей степени влияет освещение участка, чем возраст укореняющихся побегов. В последнее десятилетие этот вид стал внедряться в состав лугов и лесных опушек. Высокая скорость расширения инвазионного ареала, вытеснение аборигенных видов, а также прямой ущерб, наносимый этим видом при закладке газонов, позволяют внести *V. filiformis* в список инвазионных видов и проводить меры контроля её расселения.

Ключевые слова: *Veronica filiformis*, инвазии растений, клон, регенерация, фитомасса.

Введение

Одним из аспектов антропогенного влияния на окружающую среду является интродукция организмов в новые условия, то есть проведение множеств микроэволюционных «экспериментов». Согласно «правилу Бейкера», самонесовместимые виды растений (self-incompatible plant species) обычно плохо натурализуются, из-за того, что их репродуктивная система требует наличия генетически дифференцированных особей [Baker, 1955]. Способность вида к самоопылению является преимуществом при формировании популяций из одного или нескольких индивидуумов в новых условиях, когда вероятность встречи с другими особями данного вида или с эффективными опылителями снижается [Stebbins, 1957; Baker, 1967].

Однако самонесовместимые виды также могут стать успешными колонизаторами посредством эволюции репродуктивной системы и / или высокой скорости расселения [Massol,

Cheptou, 2011; Cheptou, 2012]. Они натурализуются либо с помощью отбора на самоопыление и разрушение системы самонесовместимости, либо путём вегетативного размножения и длительности произрастания [Barrett et al., 1989; Takebayashi, Morrell, 2001; Eckert, 2002; Barrett, 2011]. Обе стратегии имеют по существу одинаковое последствие – снижение генетического разнообразия. Дальнейшее сокращение генетического разнообразия происходит в «bottlenecks – бутылочном горлышке», что вызвано небольшими размерами инициальной популяции – «эффект основателя» (founder effect). В ходе научной дискуссии о том, требуется ли для успешной инвазии высокое генетическое разнообразие в популяциях растений [Hollingsworth, Bailey, 2000; Grimsby et al., 2007; Novak, 2007], выяснилось, что не для всех видов оно является необходимым [Poulin et al., 2005; Culley, Hardiman, 2009]. Низкое генетическое разнообразие не оказывает существенного влияния на способ-

ность растений адаптироваться к местным условиям, что продемонстрировано методом мета-анализа [Leimu, Fischer, 2008; Hereford, 2010]. Нередко на территорию Европы внедряются лишь отдельные клоны [Hollingsworth, Bailey, 2000, 2008; Pfeiffer et al., 2012], хотя появляется всё больше сведений о наличии значительной генетической изменчивости даже в клонально расселяющихся инвазионных растениях [Gabrielsen, Brochmann, 1998; Li Ge, 2001]. Таким образом, успешные клоновые виды-вселенцы либо оптимально преадаптированы к окружающей среде и представляют собой «генотип на все случаи жизни» [Baker, 1955], либо способны адаптироваться к новым условиям и без большого генетического разнообразия.

Самонесовместимые виды имеют дополнительное «неудобство» при колонизации, поскольку малочисленная инициальная популяция может быть подвержена «эффекту Олли» (Allee effects), то есть слабой действенности аутокроссинга при низкой плотности совместимых особей, что нередко приводит к исчезновению популяции [Lamont et al., 1993; Courchamp et al., 2008].

Для оценки способности к регенерации и скорости клонального расселения чужеродных самонесовместимых видов в качестве объекта исследования мы выбрали Веронику нитевидную *Veronica filiformis* J.E. Smith (Plantaginaceae). Это многолетнее травянистое растение натурализовалось во многих районах Центральной и Западной Европы.

Естественный ареал *V. filiformis* ограничен субальпийским поясом гор Кавказа и Малой Азии [Гроссгейм, 1967]. Как декоративное растение вид стал выращиваться в странах Европы с конца XIX в., в 1930-х гг. началось его дичание, и в начале XXI в. этот вид был включён в перечень инвазионных видов Восточной Европы [Tokarska-Guzik, 2005]. Вероника нитевидная (= Slender speedwell) отмечается с 1927 г. в Британии, с 1938 г. в Чехии, с 1939 г. в Ирландии [Williamson et al., 2005], с 1942 г. в Польше [Pielech et al., 2012]. Позднее вид зафиксирован в Словакии, Венгрии, Австрии, Бельгии, Дании, Германии, Голландии, Эсто-

нии, Словении, Украине, Румынии, Франции, Испании, Швейцарии, Италии и южной части Скандинавии [Pielech et al., 2012]. Помимо Европы, этот вид известен в восточных и западных штатах США: в Вермонте в 1997 г. впервые найден как сорное на лужайке [Gilman, 1999]. Спонтанные инвазионные популяции вероники нитевидной отмечены также в Канаде [Uva et al., 1997], Новой Зеландии [Esler, 1987] и Иране [Saedi-Mehrvarz, Assadi 2003].

Инвазионный ареал *V. filiformis* с каждым годом увеличивается. Так, в Чехии вид отмечен в 87 квадратах из 679, расселяется со скоростью – 2.47 км/год, в Британии распространена на территории 2013 га, продвигается со скоростью 8.66 км/год, в Ирландии занимает площадь 397 га, расселяется со скоростью 3.48 км/год [Williamson et al., 2005]. В Польше до 2000 г. было известно лишь несколько разрозненных местообитаний этого вида на юго-западе страны, а в последнее десятилетие только в польской части Судет выявлено 37 локалитетов, причём 65% из них отмечены после 2000 г. [Pielech et al., 2012]. Вид очень устойчив, и для борьбы с ним партерные газоны весной обрабатывают гербицидами [Weed Free..., 2017].

Цветки у *V. filiformis* появляются на тонком цветоносном побеге с апреля по июнь, лепестки цветков серебристые / голубые / лиловые / фиолетовые. Завязь часто редуцирована, семена либо вообще не завязываются [Lehmann, 1942; Bangerter, Kent, 1957, 1962; Скворцов, 1982], либо образуются редко, немногочисленны, плоские, узловатые, длиной 1 мм [Thaler, 1951; Майоров и др., 2012, 2013]. Жизнеспособные семена найдены только в одной популяции вторичного ареала [Kornaś, Kus, 1953]. Вид облигатно самонесовместимый: даже при искусственном внутри- и межпопуляционном скрещивании, проведённом в условиях теплицы, у 19 германских популяций семена, полученные в эксперименте, были мельче и имели более низкую всхожесть, чем в естественном ареале [Scalone, Albach, 2012]. Методом AFLP выявлено 2 генетических кластера вида в южной Германии на участке протяжённостью 150 км и установлено, что *V. filiformis* рассе-

ляется вегетативным путём при отсутствии полового размножения за счёт накопления фенотипически наблюдаемых мутаций репродуктивных признаков [Scalone, Albach, 2012].

Регенеративная активность различных сегментов побегов *V. filiformis* изучена в условиях теплицы чешскими ботаниками. По приживаемости и темпам роста сравнивали терминальную часть главного побега, терминальную часть боковых побегов, сегмент, состоящий из одного узла, и сегмент, состоящий из одного междоузлия с двумя узлами. Все четыре типа сегментов после трёх месяцев культивирования показали высокую приживаемость (93–97%). Наилучшие результаты получены для терминальных (однолетних) сегментов как главного, так и боковых побегов: они имели преимущество по числу цветущих побегов и по сухой биомассе надземных и подземных органов. Наименьшую биомассу (в 2 раза ниже, чем терминальные сегменты) имели сегменты двулетних побегов, состоящие из 1 междоузлия с 2 узлами [Sera, 2012].

Для выявления потенциальной возможности расширения инвазионного ареала *V. filiformis* в России авторы поставили задачу: экспериментальными методами изучить регенерационную активность этого вида не в теплице, а в открытом грунте, и при разных условиях освещённости.

Материал и методика

Темпы расширения ареала вида прослежены по гербарным источникам (Гербарий Главного ботанического сада Российской академии наук МНА, Гербарий МГУ им. М.В. Ломоносова МЛ, Гербарий Московского педагогического университета МОСП, Гербарий Рязанского университета RSU, Гербарий Ивановского университета IVGU, Гербарий Брянского университета BRSU) с учётом литературных данных. Опыты заложены в мае 2016 г. на Орехово-Зуевском и Звенигородском экспериментальных участках в Московской области.

Первый опыт заложен в Орехово-Зуевском р-не (с. Хотееичи) с целью учёта **общей фитомассы растений** *V. filiformis*. Он проведён в 4 вариантах, на опытных площадках (2 × 2 м),

огороженных деревянными рамами, на супесчаной почве, очищенной от сорной растительности. Для всех вариантов побеги отбирали в инвазионной популяции на территории ГБС РАН и перед посадкой (03.05.2016) нарезали из них сегменты с одним междоузлем и двумя узлами. В 1 и 2 вариантах фрагменты побегов выращивали при полном освещении; в 3 и 4 вариантах – в условиях затенения (на 40–50%). Для 1 и 3 варианта брали по 20 сегментов с однолетних побегов (средней длины 11.4 мм, массой 21.6 мг); для 2 и 4 вариантов нарезали по 20 сегментов с прошлогодних (двулетних) побегов (средней длины 7.6 мм, массой 25.2 мг). Массу высаживаемых сегментов определяли на электронных весах Sartorius 1212 MP (Германия). Уход за растениями включал полив после посадки и удаление крупных сорняков. В конце августа все растения выкопали и методом полного пересчёта учитывали общую длину побегов и фитомассу всех клонов, произрастающих на учётной площадке.

Второй опыт, проведённый в Одинцовском районе Московской обл. (окрестности г. Звенигород), направлен на изучение особенностей **индивидуального развития особей** *V. filiformis*. У десяти разных особей (расположенных далеко друг от друга и имеющих цветки разного оттенка) нарезали по одному сегменту двулетних побегов с двумя междоузлиями и тремя узлами. Сегменты выложили (15.05.2016) на садовую почву без сорняков в условиях полного освещения на расстоянии 40 см друг от друга и «пришпилили» скрепками. Ежемесячно измеряли площадь формирующихся клонов, а в конце сентября, когда клоны настолько разрослись, что стали перекрывать друг друга, растения выкопали для измерения длины сформировавшихся побегов и определения массы надземных и подземных органов. Число междоузлий и длину всех побегов определяли полным пересчётом (для самого крупного клона это заняло целую неделю). Две особи были оставлены на экспериментальном участке для подсчёта числа цветущих побегов и сформировавшихся плодов на второй год жизни растений. В конце вегетационного сезона массу клонов определяли

на весах CAS PW-3 (Южная Корея) с точностью до 0.01 г.

Результаты

1. История формирования вторичного ареала в Средней России

В Москве в одичавшем состоянии *V. filiformis* впервые обнаружена в 1971 г. на газонах плодового сада ВДНХ, в 1973 г. – в Главном ботаническом саду, где вид «основательно закрепился, занял обширные площади и рос даже на луговой дернине» [Скворцов, 1982]. Позднее этот вид отмечен (МНА) в прилегающих районах – «Владыкино, Сигнальный проезд, газон. 27.05.2004. В.Д. Бочкин» и Отрадное, на «ул. Декабристов, газон. 23.07.2004. В.Д. Бочкин», а также на юго-западе в Ясенево, «у санатория «Узкое». 02.06.1996. В.Б. Куваев». Вероника нитевидная натурализовалась на территории ботанического сада МГУ (Воробьёвы Горы), где доминирует на газонах, вытесняя злаки [Виноградова, Куклина, 2012; Майоров и др., 2013]. В последнее десятилетие вид обнаружен во многих районах Москвы (МНА): в Кунцево «на берегу р. Сосновка. 17.05.2006. Ю.А. Насимович»; в «Куркино. Опушка. 19.05.2007. Ю.А. Насимович»; в «парке Кузьминки-Люблино. Газон. 12.06.2012. В.Д. Бочкин и др.».

В Московской обл. массово дичающую *V. filiformis* часто находят вблизи садовых участков и кладбищ. Известны гербарные сборы из Ленинского района: «Переделкино. 26.06.1978. В.В. Макаров» (МНА); «Николо-Хованское кладбище. 19.05.1998. В.Д. Бочкин» (МНА); Мытищинского района: Национальный парк «Лосиный Остров, аспектирующие «пятна». 31.08.1993. Ю.А. Насимович и др.» (МНА, MW). Вид сорничает в Серпуховском районе «г. Серпухов и д. Волохова. 01.06.1993. М.М. Шовкун, Ю.Е. Алексеев» (MW); отмечался в районе и позднее «г. Пущино. 01.05.2002. Ю.Е. Алексеев» (MW), в Ногинском районе – «ст. Электроугли. По краю грунтовой дороги. 15.08.1997. А. Сухоруков» (MW). Обнаружен в Дмитровском районе, «пос. Икша, вблизи огородов. 29.04.2000. Ю.А. Насимович» (МНА) и в Можайском районе –

«с. Мышкино. Сорное растение 25.06.2009. Ю.Е. Алексеев» (MW). В Одинцовском районе вид найден в «Сколково, пос. Заречье. 17.06.2008. В.Д. Бочкин» (МНА) и на «Николиной Горе, пос. Корабельные Сосны. На газоне. 12.05.2010. В.Д. Бочкин» (МНА). Имеются гербарные сборы из Домодедовского района, «около дер. Щеглятьево. Много. 20.06.2010. В.Д. Бочкин» (МНА, MW); Талдомского района, «дер. Дмитровка. Сорное на опушке. 26.05.2013. А.В. Щербаков» (MW, МНА); Солнечногорского района, «пос. Трусово. В кювете. Много. 27.05.2015. В.Д. Бочкин» (МНА, MW).

В средней полосе России вид локально натурализовался по газонам и выпасаемым или сильно нарушенным лугам с обнажёнными участками почвы в Московской, Калужской, Тверской, Ивановской, Нижегородской, Пензенской, Ульяновской, Ярославской, Рязанской, Тамбовской и Курской областях [Решетникова и др., 2010; Нотов, Нотов, 2012; Майоров и др., 2013; Маевский, 2014].

Согласно устному сообщению М.В. Казаковой, в Рязань *V. filiformis* была завезена в 1970-е гг. из Германии, а в 1985 г. на газоне биостанции РГУ имени С.А. Есенина она уже сформировала плотный ковёр. В гербарии (RSU) хранится её образец «Биостанция Рязанского университета. 22.05.2004. М.В. Казакова, О.В. Калинина». Этот устойчивый вид совершил стремительное расселение по паркам и частным садам Рязанской обл., известен в Касимовском районе (Даньково), имеются сборы одичавших растений из Чучковского района, «село Деревягино. Арборетум Александра Никитина. 21.05.2011. Т.А. Палкина» (RSU).

В г. Твери *V. filiformis* стала опасным сорняком и быстро распространяется по территории Ботанического сада ТвГУ. В 2006 г. в Твери большая куртина появилась (в Заволжском р-не) в микрорайоне Соминки [Нотов, 2009]. В Ульяновскую обл. вид занесён в 2000-е гг. с семенами газонных трав, культивируется в цветниках, в Ульяновске встречается на газонах и в парках [Раков и др., 2014].

По гербарным сборам вне культуры *V. filiformis* отмечена на газонах в г. Курск, «парк

имени 1 Мая. 09.05.1996. А.Полуянов» (MOSP). В г. Иваново *V. filiformis* обнаружена в «Ботаническом саду Ивановского ГУ, вдоль дорожек и у забора. 23.05.2005. Е.Борисова» (IVGU). В Ивановской обл. дичание *V. filiformis* наблюдается в г. Плёс – на газонах, по обочинам дорог и в Дендрарии Плёсского лесничества [Голубева, Сорокин, 2003, 2009; Борисова, 2007]. Вид натурализовался в Тамбовской обл. «г. Мичуринск. 12.07.2005. А.Сухоруков, С.Колесников» (MW), во Владимирской обл. «Александровский р-н, д. Соколово. 08.05.2009. А. Серёгин» (№ 3784, MW); в Ярославской обл. «пос. Борок. 02.05.2014. Э.В. Гарин» (№ 60108, MW), в Брянске, «оз. Керамзитное (Бурлак). 12.05.2014. Н.Н. Панасенко» (BRSU, MW).

Таким образом, в настоящее время инвазионный ареал *V. filiformis* в России фрагментирован и ограничен, в основном, газонами, нарушенными лугами и лесными опушками (рис. 1). Вероника нитевидная расселяется в

Средней России по направлению к северу (Тверь) со скоростью 4 км/год, а к югу (Брянск, Мичуринск) – со скоростью 10 км/год. Эффективная экспансия вида обусловлена его высокой способностью к регенерации.

2. Регенерационная активность

В Москве (ГБС РАН) в 2016 г. начало цветения инвазионной популяции *V. filiformis* отмечено 05 мая. В период массового цветения (16.05.2016) приросты однолетних побегов составляли 9.2–21.4 мм (~13.9), имелось по 10–27 листовых узлов (17.8), из которых 6–21 узла (~11) несли цветоносы. Вероника разрослась по всей партерной части сада, несмотря на ежегодно проводимую прополку. Площадь популяции вида за 45 лет увеличилась не менее чем в 25 тыс. раз, то есть возростала в среднем на 500 м²/год.

На Орехово-Зуевском экспериментальном участке укореняемость *V. filiformis* снижалась в ряду: сегменты однолетних побегов в полутени (80%) → сегменты двулетних побегов на

→

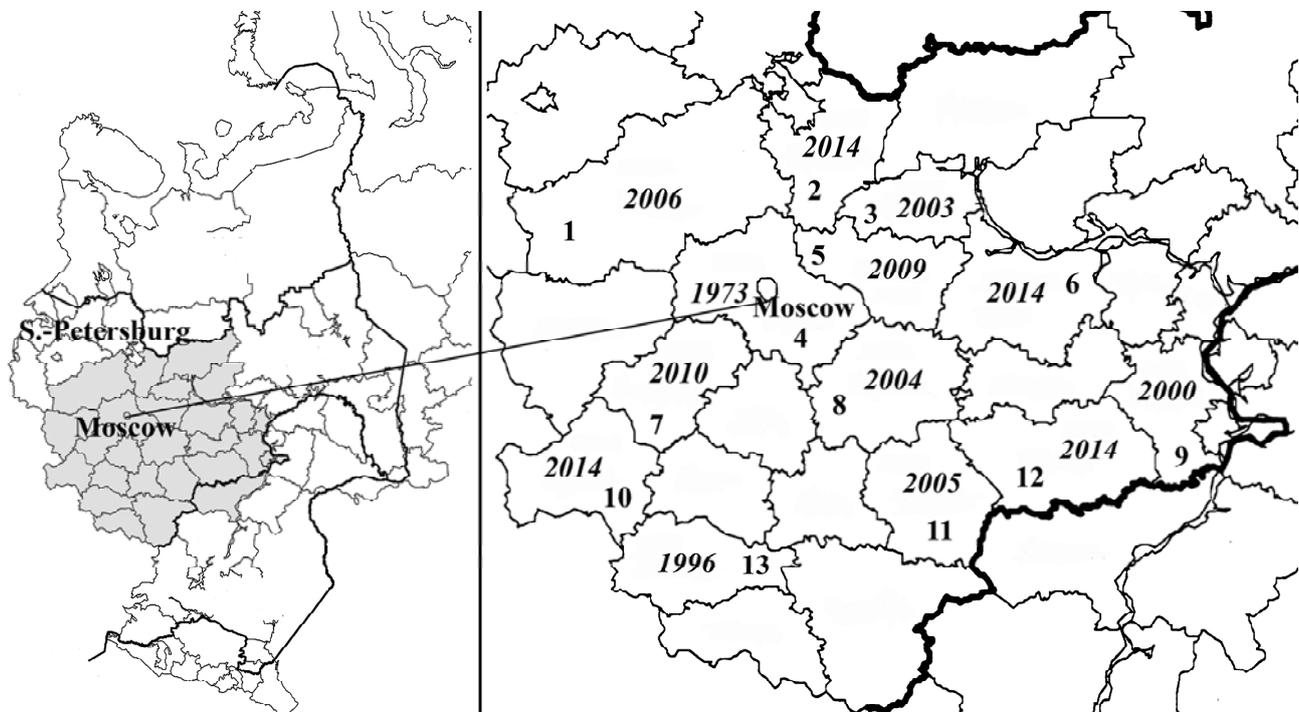


Рис. 1. Даты первых находок *Veronica filiformis* в Средней России. Слева – карта европейской части России (серым цветом отмечены регионы Средней России). Справа – карта Средней России. 1 – Тверская обл.; 2 – Ярославская обл.; 3 – Ивановская обл.; 4 – Московская обл.; 5 – Владимирская обл.; 6 – Нижегородская обл.; 7 – Калужская обл.; 8 – Рязанская обл.; 9 – Ульяновская обл.; 10 – Брянская обл.; 11 – Тамбовская обл.; 12 – Пензенская обл.; 13 – Курская обл.

свету (70%) → сегменты однолетних побегов на свету (65%) → сегменты двулетних побегов в полутени (50%). Нельзя исключать, что на приживаемость фрагментов побегов повлияла жаркая и засушливая погода в мае и начале июня.

Вариант 1. Сегменты однолетних побегов, полное освещение. В конце мая укоренившиеся сегменты *V. filiformis* имели длину 3–5 см и состояли из 3 междоузлий, появились побеги 2-го порядка (длиной 1 см) и придаточные корни длиной 0.5 см. В июне у растений было по 3–5 побегов длиной 6–8 см (с 4 междоузлиями). Два растения в середине июня зацвели. В июле растения имели по 7–10 побегов 1-го порядка ветвления длиной до 23 см (с 7–10 междоузлиями), а также побеги 2-го порядка. На одном растении сформировалось 2 плодика, другое цветущее растение плодиков не дало.

В конце августа проективное покрытие площадки составило 100%. Общая длина побегов у всех растений (13 шт.) достигала 204.9 м (11.4 тыс. междоузлий средней длины 1.8 см) (рис. 2 А, В), а свежая фитомасса всех растений – 258 г. Средняя длина побегов одного растения – 15.8 м; масса – 19.8 г. Одна особь в среднем имела 878 междоузлий, длина каждого побега 1-го порядка ветвления – 15–35 см, 2-го – 4–10 см, 3-го – 1–3 см.

Вариант 2. Сегменты двулетних побегов, полное освещение. В конце мая размеры укоренившихся сегментов не отличались от 1-го варианта. В июне растения имели по 5–6 од-

нолетних побегов длиной до 8–10 см (с 3 междоузлиями). Одно растение зацвело. В середине июля на площадке зафиксировано 70 побегов (по 4–10 для каждой особи) 1-го ветвления длиной 7–12 см с 4–10 междоузлиями и побеги 2-го порядка. Плодов не сформировалось.

В конце августа проективное покрытие на площадке составило 90%. Общая длина побегов у всех растений (14 шт.) была почти в 2.8 раз меньше (73 м; 4.9 тыс. междоузлий средней длины 1.5 см), как и сырая фитомасса – 94 г. Средняя длина побегов (5.2 м), среднее число междоузлий (375) одного растения и его масса (6.7 г) в 3 раза меньше, чем в 1-м варианте.

Вариант 3. Сегменты однолетних побегов, полутень. В конце мая в условиях затенения растения росли слабо, длина их побегов составляла 3–4 см (1–2 междоузлия); корневая система была представлена единичными тонкими корешками длиной 0.3 см. В июне растения имели по 2 побега 1-го порядка ветвления (с 2–3 междоузлиями) и побеги 2-го порядка. В середине июля у растений образовалось в среднем по 4–9 побегов 1-го порядка длиной по 5–10 см с 4–6 междоузлиями и побеги 2–3-го порядка ветвления. Цветения не наблюдали.

В конце августа проективное покрытие на площадке составляло 85%. Общая длина побегов у всех растений (16 шт.) на площадке – 97.8 м (4.9 тыс. междоузлий), свежая фитомасса – 103 г. Средняя длина побегов одного растения (6.1 м), число междоузлий (306) и масса

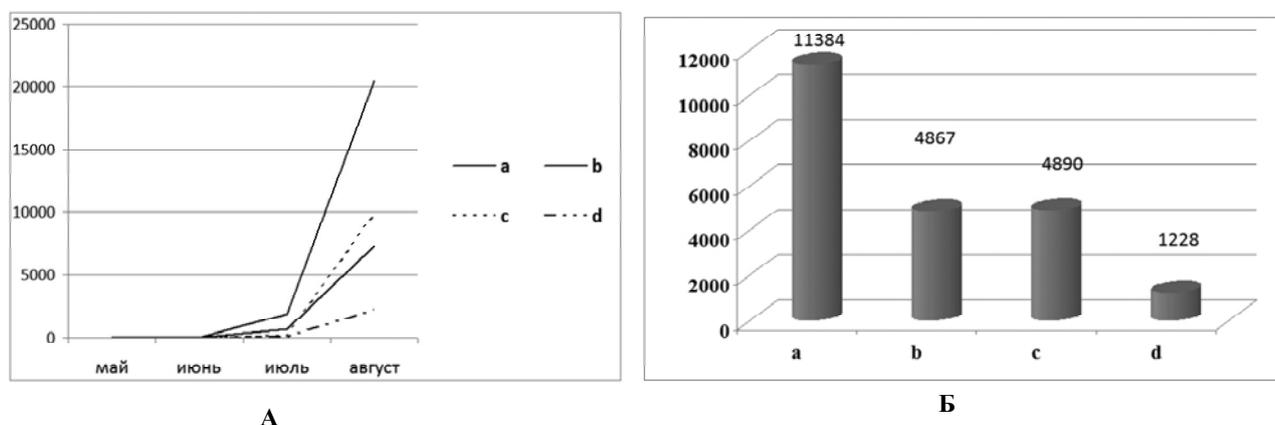


Рис. 2. Прирост побегов, см (А) и число междоузлий (В) у особей *Veronica filiformis* на Орехово-Зуевском участке в 4 вариантах опыта: а – однолетние на свету; б – двулетние на свету; с – однолетние в тени; д – двулетние в тени.

(6.4 г) не имеют достоверных отличий от показателей 2-го варианта.

Вариант 4. Сегменты двулетних побегов, полутень. В конце мая растения были очень слабые, как и в предыдущем варианте. В июне растения также росли плохо: средняя длина прироста составила 1–2 см, на растениях было по 2 побега с 2 междоузлиями. К середине июля особи имели в среднем по 1–2 побега 1-го порядка длиной 3–4 см с 3–6 междоузлиями и начавшие формироваться побеги 2-го порядка ветвления, но цветения не отмечено.

В конце августа проективное покрытие на этой площадке составляло лишь 50–60%. Общая длина побегов у всех растений (10 шт.) на площадке – 22.1 м (1.2 тыс. междоузлий), свежая фитомасса – 14 г. Средняя длина побегов одного растения (2.2 м), число междоузлий (122) и фитомасса (1.4 г) почти в 3 раза меньше, чем в 3-м варианте опыта.

На Звенигородском экспериментальном участке приживаемость сегментов *V. filiformis* составила 60%. Придаточные корни образовались в узлах побега уже через 4 дня после вы-

садки сегментов. Особи разрастались на обнажённой почве очень быстро (рис. 3). В середине июня площадь клонов составляла в среднем 0.1 м² (амплитуда изменчивости 0.1–0.2 м²), в середине июля – 0.2 м² (0.1–0.35 м²), в середине августа 0.3 м² (амплитуда изменчивости 0.2–0.4 м²), в конце сентября 0.35 м² (0.25–0.4 м²). Выкопанные в конце сентября – начале октября четыре особи имели годичный прирост побегов от 14 до 62 м и от 1 тыс. до 4.8 тыс. междоузлий (табл. 1). Наиболее длинные междоузлия отмечены для побегов 2-го порядка ветвления (2.5 см), самые короткие (не более 2 мм) наблюдаются у терминальных боковых побегов последнего порядка ветвления. На самом маленьком растении (Клон 1) прослежена схема ветвления побегов (рис. 4).

Обсуждение

В литературных источниках имеются сведения [Salisbury, 1962], что в течение сезона радиальные приросты у *V. filiformis* составляют более 20 см, а каждый из многочисленных побегов может иметь 10 или более узлов уко-



Рис. 3. Динамика развития побегов *Veronica filiformis* на Звенигородском участке (июнь – август).

Таблица 1. Длина побегов и фитомасса отдельных особей *Veronica filiformis* в конце вегетационного сезона на Звенигородском участке

№№ клона	Число междоузлий	Общая длина побегов, см	Средняя длина одного междоузлия, см	Сырая масса надземной части, г	Сухая масса надземной части, г
Клон 1	1013	1359	1.3	не опред.	не опред.
Клон 2	4652	6116	1.3	96.1	22.5
Клон 3	2438	2588	1.1	35.2	7.8
Клон 4	4770	6253	1.3	90.5	21.9

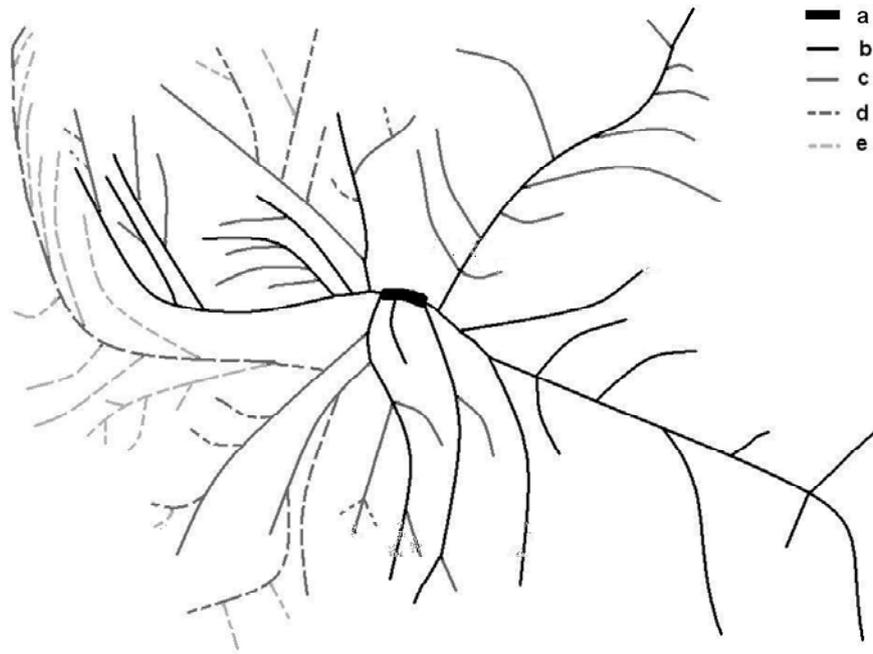


Рис. 4. Система побегов *Veronica filiformis*, сформировавшаяся за вегетационный сезон в результате силлептического ветвления (Клон 1).

a – сегмент, высаженный на участок; b – главный побег с отходящими от него боковыми побегами 1-го порядка; c – боковые побеги 2-го порядка; d – боковые побеги 3-го порядка; e – боковые побеги 4-го и 5-го порядков

рения. Согласно другим данным [Harris, Lovell, 1980], этот вид за период вегетации может удвоить диаметр клона. Но по нашим наблюдениям, эти показатели существенно выше: на Звенигородском участке диаметр клона за вегетационный сезон увеличился с 3 до 60–80 см, то есть в 25 раз; число междоузлий – в 1–2 тыс. раз; а общая длина всех побегов одного растения – в 2 тыс. раз!

Нами также экспериментально доказано, что растение с лёгкостью возобновляется даже сегментами двулетних побегов с двумя узлами, которые, по оценке чешских исследователей [Sera, 2012], имеют самую низкую способность к регенерации. Однако наилучшая приживаемость и более быстрый рост побегов отмечен всё же у однолетних терминальных сегментов.

Проведение факторного анализа позволило установить (рис. 5), что на способность вида к регенерации в большей степени влияет освещение участка, а не возраст укореняющихся побегов.

Корни у *V. filiformis* очень мелкие, и наземная биомасса растения ничтожна. Прида-

точные корни формируются в каждом узле побега и служат, в основном, для фиксации растения на поверхности почвы. Клональное размножение *V. filiformis* основано не на разрастании корневой системы, а на увеличении био-

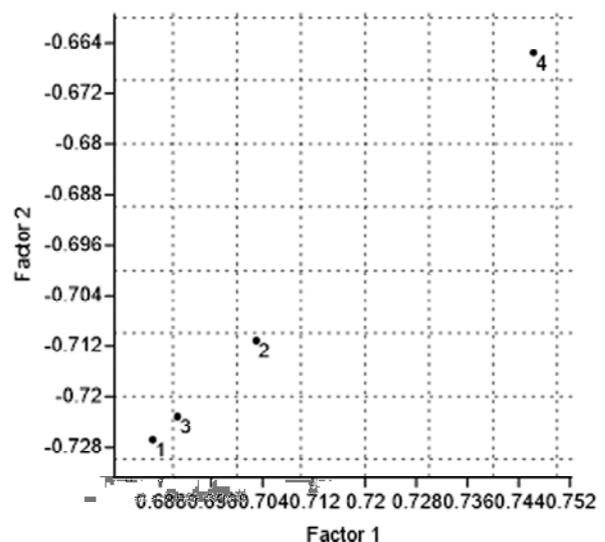


Рис. 5. Влияние освещённости площадки и возраста укореняющихся побегов на формирование наземной массы *Veronica filiformis* в четырёх вариантах опыта

массы надземной части. Вид избегает корневой конкуренции с другими травами, произрастающими на газоне, и очень быстро расселяется на обнажённой почве. В первый год жизни естественная растительность является фактором, ограничивающим распространение вероники нитевидной, но в дальнейшем её мощная надземная биомасса «накрывает» аборигенные виды и вытесняет их из биоценоза.

Заключение

Вектором инвазии *V. filiformis* на первом этапе формирования её инвазионного ареала являлась преднамеренная интродукция. В дальнейшем распространение этого вида происходило, в основном, посредством случайной интродукции. Отсутствие полового размножения не препятствует успешному распространению вида. Как скашивание газонов, так и обработка их граблями вызывают фрагментацию побегов *V. filiformis* и увеличивают темпы её вегетативного размножения. За вегетационный сезон диаметр клона этого вида может увеличиться в 25 раз, а число междоузлий – в 1–2 тыс. раз! Вероника нитевидная расселяется от места первоначальной интродукции (г. Москва) в северном направлении со скоростью 4 км/год, а в южном – со скоростью 10 км/год. На способность вида к регенерации в большей степени влияет освещение участка, нежели возраст укореняющихся побегов. В последнее десятилетие этот вид стал внедряться в естественную растительность лугов и лесных опушек. Столь высокая скорость расширения инвазионного ареала, вытеснение аборигенных видов и сокращение природного разнообразия регионов, а также прямой ущерб, наносимый этим видом при закладке газонов, позволяют внести *V. filiformis* в список инвазионных видов и проводить меры контроля её расселения.

Благодарности

Авторы выражают благодарность профессорам Е.А. Борисовой и М.В. Казаковой за предоставление сведений по натурализации *V. filiformis* в Ивановской и Рязанской областях, а также Е.В. Ткачёвой за помощь в поиске на-

учной литературы, касающейся вопроса исследования.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 15-29-02556, и Программы РАН 1.21П Биоразнообразии природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга.

Литература

- Борисова Е.А. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново: Ивановский ГУ, 2007. 188 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. М.: ГЕОС. 2012. 186 с.
- Голубева М.А., Сорокин А.И. О новых адвентивных видах флоры Ивановской и Костромской областей // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.; Тула: Бот. сад МГУ : Гриф и К, 2003. С. 36–37.
- Голубева М.А., Сорокин А.И. Флора г. Плёса. Плёт, 2009. 112 с.
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Л.: Наука, 1967. Т. 7. 894 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: КМК, 2014. 635 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: КМК, 2012. 412 с.
- Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы. М.: Фитон XXI, 2013. 160 с.
- Нотов В.А. Адвентивная флора микрорайона Соминки города Твери // Материалы научн. конф., студентов и аспирантов. Тверь: ТвГУ, 2009. С. 40–46.
- Нотов А.А., Нотов В.А. Флора города Твери: динамика состава и структуры за 200 лет. Тверь: ТвГУ, 2012. 256 с.
- Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Тольятти: Касандра, 2014. Т. 2. 295 с.
- Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К., Крылов А.В., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмытов А.А. Калужская флора: Аннотированный список сосудистых растений Калужской области. М.: КМК, 2010. 548 с.
- Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Гл. бот. сада АН ССР. 1982. Вып. 124. С. 43–48.
- Baker H.G. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal // Evolution. 1955. Vol. 9. P. 347–349.
- Baker H.G. Support for Baker’s law – as a rule // Evolution. 1967. Vol. 21. P. 853–856.
- Bangerter E.B., Kent D.H. *Veronica filiformis* in the British

- Isles // Proc. Bot. Soc. Brit. Isles. 1957. Vol. 2. No 3. P. 197–217.
- Bangerter E.B., Kent D.H. Further notes on *Veronica filiformis* // Proc. Bot. Soc. Brit. Isles. 1962. Vol. 4. P. 384–397.
- Barrett S. Why reproductive systems matter for the invasion biology of plants. In Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton / Edited by David Richardson M. Oxford: Blackwell Publishing Ltd., 2011. P.195–210.
- Barrett S., Morgan M., Husband B. The dissolution of a complex genetic polymorphism: The evolution of self-fertilization in tristylous *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae) // Evolution. 1989. Vol. 43. P. 1398–1416.
- Cheptou P.-O. Clarifying Baker's Law // Ann. Bot. 2012. Vol. 109. P. 633–641.
- Courchamp F., Berec L., Gascoigne J. Allee effects in ecology and conservation. New York: Oxford University Press, 2008. 256 p. // DOI: 10.1093/acprof:oso/9780198570301.001.0001.
- Culley T., Hardiman N. The role of intraspecific hybridization in the evolution of invasiveness: a case study of the ornamental pear tree *Pyrus calleryana* // Biological Invasions. 2009. Vol. 11. P. 1107–1119.
- Eckert C. The loss of sex in clonal plants // Evol. Ecol. 2002. Vol. 15. P. 501–520.
- Esler A.E. The naturalisation of plants in urban Auckland, New Zealand 1. The introduction and spread of alien plants // New. Zeal. J. Bot. 1987. Vol. 25. P. 511–522.
- Gabrielsen T., Brochmann C. Sex after all: high levels of diversity in the arctic clonal plant *Saxifraga cernua* using RAPD markers // Mol. Ecol. 1998. Vol. 7. P. 1701–1708.
- Gilman A. The vascular flora of Caledonia county, Vermont // Rhodora. 1999. Vol. 101. No. 908. P. 360–418. // (<http://www.jstor.org/stable/23313410>). Проверено 20.02.2017.
- Grimsby J., Tsirelson D., Gammon M., Kesseli R. Genetic diversity and clonal versus sexual reproduction in *Fallopia* spp. (Polygonaceae) // Am. J. Bot. 2007. Vol. 94. P. 957–964.
- Harris G.R., Lovell P.H. Localized spread of *Veronica filiformis*, *V. agrestis* and *V. persica* // J. Appl. Ecol. 1980. Vol. 17, No 3. P. 815–826. // (<http://www.journalofappliedecology.org/view/0/index.html>). Проверено 20.02.2017.
- Hereford J. Does selfing or outcrossing promote local adaptation? // Am. J. Bot. 2010. Vol. 7. P. 298–302.
- Hollingsworth M., Bailey J. Hybridisation and clonal diversity in some introduced *Fallopia* species // Watsonia. 2000. Vol. 23. P. 111–121.
- Hollingsworth M., Bailey J. Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese Knotweed) // Bot. J. Linn. Soc. 2008. Vol. 133. P. 463–472.
- Kornaś J., Kuc M. *Veronica filiformis* Smith – nowy we florze polskiej uciążliwy chwast lakowy // Fragm. Flor. Geobot. 1953. Bd. 1. No 1. P. 81–85.
- Lamont B., Klinkhamer P., Witkowski E. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodie*: a demonstration of the Allee effect // Oecologia. 1993. Vol. 94. P. 46–450.
- Lehmann E. Die Einbürgerung von *Veronica filiformis* in Westeuropa // Gartenbauwissenschaften. 1942. Bd. 16. S. 428–489.
- Leimu R., Fischer M. A meta-analysis of local adaptation in plants // PLoS One. 2008. Vol. 3. № 12 // (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004010>). Проверено 27.02.2017.
- Li Ge. Genetic variation and clonal diversity of *Psammochloa villosa* (Poaceae) detected by ISSR markers // Ann. Bot. 2001. Vol. 87. P. 585–590.
- Massol F., Cheptou P.-O. Evolutionary syndromes linking dispersal and mating system: the effect of autocorrelation in pollination conditions // Evolution. 2011. Vol. 65. P. 591–598.
- Novak S. The role of evolution in the invasion process // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. Vol. 104. P. 3671–3672.
- Pfeiffer T., Klahr A., Peterson A., Levichev I.G., Schnittler M. No sex at all? Extremely low genetic diversity in *Gagea spathacea* (Liliaceae) across Europe // Flora. 2012. 207: 372–378.
- Pielech R., Zajac K., Malicki M. Spread of *Veronica filiformis* (Scrophulariaceae) in the Sudetes // Biodiv. Res. Conserv. 2012. Vol. 28. P. 25–28 // DOI: 10.2478/v10119-012-0025-2.
- Poulin J., Weller S., Sakai A. Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaii // Divers. Distrib. 2005. 11: 241–247.
- Saedi-Mehrvarz S., Assadi M. New *Veronica* (Scrophulariaceae) Records for the Flora of Iran // Turk. J. Bot. 2003. Vol. 27. No 4. P. 339–342.
- Salisbury E.J. The biology of garden weeds // Journal of the Royal Horticultural Society. 1962. Vol. 87. P. 458–470.
- Scalone R., Albach D.C. Degradation of sexual reproduction in *Veronica filiformis* after introduction to Europe // BMC Evolutionary Biology. 2012. Vol. 12. No 233. P. 1–19. // (<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/233>). Проверено 3.03.2017.
- Sera B. Which stem parts of Slender speedwell (*Veronica filiformis*) are the most successful in plant regeneration? // Biologia. 2012. Vol. 67. No 1. P. 110–115.
- Stebbins L. Self fertilization and population variability in the higher plants // Am. Nat. 1957. Vol. 91. P. 337–354.
- Takebayashi N., Morrell P. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach // Am. J. Bot. 2001. Vol. 88. P. 1143–1150.
- Thaler I. Morphologisches über *Veronica filiformis* Smith und ihre Verwandten // Aus dem Institut für systematische Botanik der Universität Graz. Horn: Verlag F. Berger & Söhne, 1951. S. 216–226. // (www.biologiezentrum.at).

- Tokarska-Guzik B. The Establishment and Spread of Alien Plant Species (Kenophytes) in the Flora of Poland. *Prace naukowe Uniw. Śląskiego w Katowicach* 2372. 2005. 192 p.
- Uva R.H., Neal J.C., DiTomaso J.M. *Weeds of the Northeast*. Cornell University Press, Ithaca, New York. 1997. 416 p.
- Weed Free (Электронный документ) // (<http://www.weedfree.co.uk>). Проверено 2.03.2017.
- Williamson M., Pyšek P., Jarošík V., Prach K. On the rates and patterns of spread of alien plants in the Czech Republic, Britain, and Ireland // *Écoscience*. 2005. Vol. 12. No 3. P. 424–433. // (<http://dx.doi.org/10.2980/i1195-6860-12-3-424.1>). Проверено 20.02.2017.

CLONAL DISPERSAL AND REGENERATIVE ACTIVITY OF *VERONICA FILIFORMIS* J.E. SMITH

©2017 Vinogradova Yu.K.*, Kuklina A.G.** , Galkina M.A.***

Federal State Budgetary Institution of Science Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin Russian Academy of Sciences. Moscow, 127276;
e-mail: * gbsad@mail.ru; ** alla_gbsad@mail.ru; *** mawa.galkina@gmail.com

The absence of sexual reproduction does not hinder the rapid expansion of *Veronica filiformis* J.E. Smith (Plantaginaceae). Both mowing and raking of lawns cause fragmentation of shoots of *V. filiformis* and increase the rate of its clonal dispersal. During the vegetation season, the diameter of a clone of this species can increase 25-fold, and the number of internodes can become 1–2 thousand times greater. From the point of its initial introduction (Moscow) *V. filiformis* settles at the rate of 4 km/year to the northern direction, and at the rate of 10 km/year to the southern. The ability of the species to regenerate is influenced more by the lighting intensity than the age of the rooting shoots. In the latest decade this species invaded the natural communities of meadows and forest edges. The high rate of expansion of the secondary distribution range, reduction of natural diversity of regions, as well as direct damage caused by this species when laying lawns, allow us to include *V. filiformis* in the list of potentially invasive alien species and to carry out control measures for its dispersal.

Key words: *Veronica filiformis*, invasion, clone, regeneration, phytomass.