

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ЧЕРЕДЫ ОЛИСТВЕННОЙ (*BIDENS FRONDOSA* L.), СПОСОБСТВУЮЩИЕ ЕЕ РАССЕЛЕНИЮ

© 2011 Н.В. Васильева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Поступила 23.09.2010

В статье рассматриваются некоторые особенности различных периодов онтогенеза растений *Bidens frondosa* L. (череда олиственная), способствующие расселению этого инвазийного вида и вытеснения им нативного вида *Bidens tripartita* L. (череды трехраздельной).

Ключевые слова: инвазийный, нативный, онтогенез.

ВВЕДЕНИЕ

Адвентивные виды активно внедряются в растительные сообщества, занимая устойчивые позиции в составе флоры. Так, активно расселяется североамериканский инвазийный вид *Bidens frondosa* L. (череда олиственная), в настоящее время стремительно распространяется в Европе и на Кавказе, а также расширяет свою азиатскую часть ареала. Вытеснение нативного вида инвазийным происходит как путем поглощения первого в процессе активной гибридизации [12], так и за счет интенсивности развития последнего и его гибридов на ранних стадиях онтогенеза и способности переходить к генеративной стадии, минуя ряд стадий прегенеративного периода. Череду олиственную все чаще занимает экологическую нишу аборигенного вида *Bidens tripartita* L., в связи с этим особый научный интерес представляет изучение фенологии, онтогенеза, семенной продуктивности, конкурентной способности неофита в условиях природных и антропогенных водоемов.

Bidens frondosa L. – полусорный незимующий безрозеточный однолетник. По литературным данным известно, что череда олиственная попала на Волгу во второй половине 70-х годов 20-го столетия [18]. По данным многих авторов [5, 8, 9, 15] уже в конце 80-х - начале 90-х она отмечалась в Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском и Иваньковском водохранилищах, а также на прилегающих к ним территориях. В конце 90-х вид был обнаружен на Угличском водохранилище [14] и, совсем недавно, на Рыбинском водохранилище [13]. Дальнейшее продвижение этого растения на север по Волге, по видимому, сдерживают климатические условия [22]. В Европе вид известен со второй половины 18-го века [2, 3, 17, 18,], но специальных исследований по биологии и экологии, похоже, не проводилось. Задачей нашего исследования являлось изучение некоторых особенностей онтогенеза различных видов *Bidens* L., в частности *Bidens frondosa* L. (череда олиственная).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Васильева Наталья Викторовна, к.б.н., н.с., vnv@ibiw.yaroslavl.ru

Наблюдения проводились в период с 2005 по 2010 г. Семена *Bidens frondosa* L. и *Bidens tripartita* L. были собраны на территории Ярославской области. Стратификация семян проводилась при температуре +6-8⁰С в холодильнике. Проращивание семян череды олиственной и череды трехраздельной проводилось в лабораторных условиях в люминистате (освещение - 1200-1500 лк, фотопериод 9/15), в чашках Петри (по 50 штук в каждой) между двумя слоями фильтровальной бумаги, смоченной отстоявшейся водопроводной водой. Среднесуточные температуры составляли +21⁰С и +25⁰С с колебаниями дневных и ночных температур в пределах 16-25⁰С и 16-35⁰С соответственно. Всхожесть семян в нашем эксперименте определялась в трехкратной повторности. Помимо определения всхожести семян в лабораторных условиях определялась всхожесть в условиях экспериментального пруда. Наблюдения за растениями проводились в пруду экспериментальной базы «Сунога» ИБВВ РАН. Из семян *B. frondosa* L. и *B. tripartita* L., собранных в Ярославской области, закладывались экспериментальные популяции, в которых изучались темпы прорастания семян, проводился сравнительный анализ морфологических и продукционных показателей растений.

При описании онтогенеза мы руководствовались принципами и методами, изложенными в работах Т.А. Работнова, А.А. Уранова и в коллективных монографиях «Ценопопуляции растений» [19, 20, 21, 23, 24].

В онтогенезе череды олиственной мы выделяли следующие периоды и возрастные состояния:

Латентный период – покоящиеся семена (продолжается с конца августа - начала сентября и до конца мая).

Прегенеративный период – представлен 4 возрастными состояниями:

1. Проростки (р) – от 1 пары семядольных листьев до 2 пар настоящих листьев с простой яйцевидной пластинкой.

2. Ювенильные растения (j) – растения развиваются из проростков после отсыхания семядолей, 3-5 пар листьев, нижние – появившиеся еще у проростков, верхние – ювенильного типа, (больше, чем листья проростков, начало разделения листа на доли, верхняя доля листа с крупной парой зубцов), побег неветвящийся.

3. Имматурные растения (im) – 6-8 пар листьев, вновь отрастающие листья переходного типа – от ювенильных к взрослым, с перисто-раздельной пластинкой листа.

4. Виргинильные растения (v), – начало ветвления, на главном побеге развивается 2-3 пары листьев взрослого типа, начало отмирания нижних листьев ювенильного типа.

Генеративный период – представлен при нормальном развитии 1 возрастным состоянием:

Генеративные растения (g)– растения, приступившие к бутонизации, с листьями взрослого типа и хорошо разветвленным побегом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим некоторые особенности этих периодов онтогенеза у череды олиственной.

Латентный период. Плод – семянка – клиновидные, длиной 5-7 мм, сплюснутые, по сторонам несут по одному продольному срединному ребру, поверхность семянок бородавчатая, усаженная прижатыми, вверх направленными волосками, остей большей частью 2, вдвое короче семянок [9]. Зрелые семянки темно-серо-коричневые, незрелые – буровато-зеленые. Наблюдается размерная поливариантность, зависящая от мощности развития родительского растения и расположения семянок в корзинке, как и у других видов рода [10]. Продолжительность латентного периода для разных генераций семян разная: для приблизительно 30% семян череды олиственной при благоприятных условиях конца августа – начала сентября (тепло и влажно) латентный период сильно укорачивается (до 3-4 недель) и они вступают в следующий период онтогенеза – прегенеративный. Остальные семена успешно перезимовывают.

Прегенеративный период. Как было установлено нами в ходе лабораторных экспериментов, большинству видов рода *Bidens* для прорастания свежих семян необходимы переменные высокие температуры (среднесуточная температура не менее +25 °C). Однако при сравнении двух видов – нативного *B. tripartita* и инвазийного *B. frondosa* отметим, что свежие семена первого вида не способны прорасти ни при каких условиях, тогда, как свежие семена *B. frondosa* начинают прорастать после увеличения периода прорастания на 2 недели по сравнению с другими видами (рис. 1).

Низкие положительные температуры и влажность являются необходимым, а для некоторых видов обязательным условием для стимуляции прорастания. При этих условиях всхожесть семян череды олиственной в лабораторных условиях достигает 90-98% и сохраняется по крайней мере в течение 2-4 лет хранения при низких положительных температурах (рис. 2). Кроме того, при прорастании после холодной влажной стратификации снижаются температурные требования семян *B. frondosa* [25]. Нами установлено, что после длительной влажной стратификации (6-8 месяцев) семенам череды олиственной уже не требуется высоких тем-

ператур при прорастании. Так после 8-ми месяцев стратификации семена этого вида прорастали даже при +4°C. В условиях экспериментального пруда прорастание стратифицированных семян *B. frondosa* наблюдается на пятые сутки после посева (всхожесть 52%). Семена, хранившиеся во влажном состоянии в темноте при низких положительных температурах, на второй год после сбора сохранили всхожесть без потерь (59%).

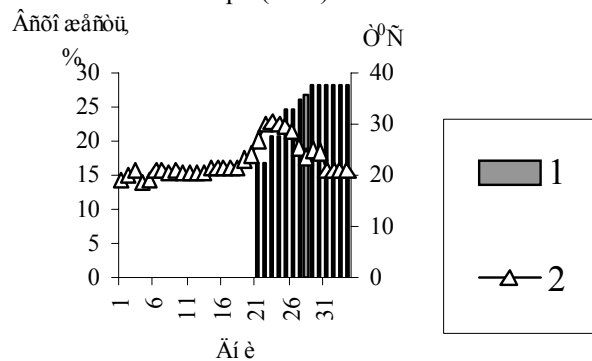


Рис. 1. Влияние температуры на прорастание свежих семян *Bidens frondosa* L.: 1 – всхожесть, 2 – среднесуточная температура.

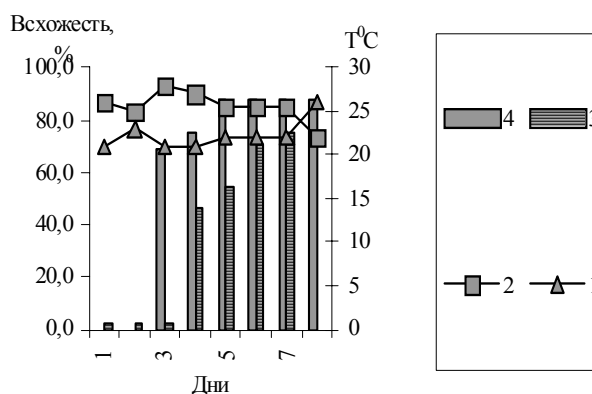


Рис. 2. Влияние температуры на прорастание семян *Bidens frondosa* L. (после 8 месяцев влажной стратификации): 1 – среднесуточная температура 20°C; 2 – среднесуточная температура 25°C; 3 – всхожесть при среднесуточной температуре 20°C; 4 – всхожесть при среднесуточной температуре 25°C.

Перезимовавшие семена дают всходы, которые за счет интенсивного своего развития вытесняют всходы других видов в естественных условиях. Так, при совместном произрастании *B. frondosa* и *B. tripartita* нами было отмечено, что на 10 растений *B. frondosa* приходится лишь 3 растения *B. tripartita*.

В зависимости от степени развития проростков (по И.И. Гуревой, [6]) их можно разделить на 2 группы – а) проростки в фазе семядолей (р₁); б) проростки в фазе одной пары настоящих листьев (р₂). В этом возрастном состоянии семядольные листья еще сохраняются. По нашим данным, по морфометрическим показателям и темпам развития проростки череды олиственной опережают все остальные виды череды (рис.3).

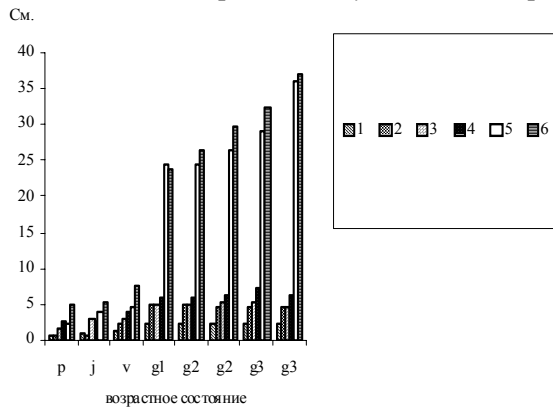


Рис. 3. Изменение морфометрических показателей растений *Bidens tripartita* L и *Bidens frondosa* L. на разных этапах онтогенеза. 1 – ширина листа *Bidens tripartita* L., 2 – ширина листа *Bidens frondosa* L., 3 – длина листа *Bidens tripartita* L., 4 – длина листа *Bidens frondosa* L., 5 – высота растений *Bidens tripartita* L., 6 – высота растений *Bidens frondosa* L.,

Выдвижение первого настоящего листа происходит уже через 1-2 недели после прорастания. Так, на стадии 2 пар настоящих листьев высота растений составляет 4.5 ± 0.5 см против 2.35 ± 0.7 см у *Bidens tripartita*, длина листа составляет 2.55 ± 0.2 против 2.35 ± 0.7 при одинаковой ширине листовой пластинки.

Однако по достижении стадии ювенильных растений темпы их развития снижаются. В дальнейшем в течение полутора месяцев растения проходят 2 стадии: имматурных (с листьями переходного типа от ювенильных к взрослым) и виргинильных, у которых кроме основных побегов первого порядка из пазухи листьев появляются побеги второго порядка. При этом нижние побеги 2-го порядка у наиболее крупных растений часто повторяют структуру основного побега и почти равны ему по длине.

Генеративный период. Появление бутонизирующих соцветий означает вступление в генеративный период. Нормально развитые растения имеют листья взрослого типа и хорошо разветвленный побег. Стадию бутонизации (молодых генеративных растений) *B. frondosa* достигает позже других видов череды. Зацветают растения, имеющие не менее 10 пар листьев и 8 побегов 2-го порядка.

Несмотря на то, что растения череды олиственной цветут позже всех других видов череды, они успевают за короткий период (в течение 1-2 недель) процвести и дать семена. В онтогенезе *B. frondosa* описанные возрастные состояния не всегда последовательно сменяют друг друга. Даже в одной популяции встречаются различные варианты онтогенеза. Наряду с нормально развитыми генеративными особями в ценопопуляциях череды олиственной почти всегда присутствуют слабо развитые особи, имеющие облик ювенильных или имматурных растений. Они имеют неветвящийся главный побег, с 3-6 парами листьев, ювенильного или переходного ко взрослому типа. На верхушке главно-

го побега располагается одиночное соцветие. Особенно часто встречаются в наших условиях такие растения в конце лета – начале осени. На площадке в конце вегетационного периода (август) в создающихся за счет отмирания других растений просветах в первую очередь появляются растения *B. frondosa*, которые часто зацветают уже в виргинильном состоянии (явление неотении) [1, 7], что можно объяснить зависимостью развития генеративных органов от периодичности освещения.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как показал Т.А. Роботнов [20], покой созревших в текущем сезоне семян (их низкая всхожесть) лучше выражен у видов с более ранним сроком созревания семян. У этих видов врожденный покой имеет адаптивное значение, препятствуя прорастанию семян в потенциально благоприятный (теплый и влажный) период второй половины лета. Напротив, относительно высокую всхожесть показали свежие семена, созревающие в более поздние сроки (начало сентября). В этот период естественные условия (низкие температуры) уже могут препятствовать прорастанию семян, поэтому внутренних механизмов покоя эти семена не имеют. И таким образом, в этой группе растений внешние условия служат фактором, контролирующим прорастание семян этих видов в текущем сезоне, что мы и наблюдали у части семян *B. frondosa*. У семян череды олиственной и череды трехраздельной после периода холодной влажной стратификации в зимний период происходит снижение температурных требований для прорастания. Такая же закономерность была обнаружена и для другого вида рода - *Bidenes gardneri* Baker [26].

Согласно исследованиям Ворошилова [3], виды рода *Bidens* относятся к фотопериодически активным короткодневным растениям, у которых переход к генеративной стадии наблюдается при кратком (не более 16 часов) периоде ежесуточного освещения, не зависимо от стадии развития особей. Такое явление отмечалось так же ранее для череды трехраздельной [6] и других видов рода *Bidens* [4].

ВЫВОДЫ

Таким образом, в ходе наших исследований было установлено, что у около 30 % свежих семян *B. frondosa* прорастают при среднесуточной температуре не менее $+25^{\circ}\text{C}$. Низкие положительные температуры и влажность являются необходимым условием для стимуляции прорастания. При этих условиях всхожесть достигает *B. frondosa* 90-98 % и сохраняется в течение 2-4 лет хранения при низких положительных температурах. Кроме того, после холодной влажной стратификации снижаются температурные требования при прорастании семян *B. frondosa*.

В ходе онтогенеза череды олиственной мы наблюдаем поливариантность онтогенеза как по темпам развития, так и морфологическую поливариантность. Такая поливариантность онтогенеза на-

ряду со способностью семян к прорастанию в разные сроки и при различных экологических условиях и способствует широкому распространению череды олистивной и вытеснению ею череды трехраздельной.

Работа выполнена при финансовой поддержке программ «Биоразнообразие» и «Биоресурсы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васильченко И.Т. Неотенические изменения у растений. М.- Л.1965.84 с.
2. Виноградова Ю.К. Роль эффекта основателя при формировании вторичного ареала *Bidens frondosa* L. // XI Международное совещание по филогении растений. Тез докл. (Москва, 28-31 января 2003 г.). М.: Изд. Центра охраны дикой природы. 2003. С. 31-32.
3. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России. М. ГЕОС. 2010. 512 с.
4. Ворошилов В.Н. Ритм развития у растений. М. 1960, 136 с.
5. Голубева М.А., Захарова Т.Ю. К водной и прибрежно-водной флоре Плесского музея-заповедника // Плесский сборник. Плес. 1993. Вып. 1. С. 249-256.
6. Гуреева И.И. Онтогенез, структура и жизнённость ценопопуляций *Bidens tripartita* L. в Кузнецком Алатау (Кемеровская обл.) // Раст. ресурсы.1992. Вып.3. С.28 – 43.
7. Колев И.Д. Неотения у сорных растений. // Вестник с.-х. науки. 1960. № 9. С. 150-152.
8. Лисицына Л.И., Артеменко В.И. *Bidens frondosa* L. – новый вид флоры Нижнего Поволжья. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 4. С.110-111.
9. Лисицына Л.И., Папченков, Артеменко В.И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. М. Тов. научных изданий КМК. 2009. 220 с.
10. Марков М.В., Ключникова Н.М. Биологические следствия гетерокарпий у двух видов рода *Bidens* L.// Науч. труды МПГУ им. В.И. Ленина. Сер. Естественные науки. М. 1995. С. 7-16.
11. Марков М.В., Ключникова Н.М. Опыт изучения связи архитектуры с пластичностью у длиннопобегового однолетника *Bidens tripartita* L.// Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки: Межвуз. сб. науч. тр. М. 1994. С. 104-105.
12. Папченков В.Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидрботаника: методология, методы: Матер. Школы по гидрботанике. Рыбинск, 2003. С. 82–91.
13. Папченков В.Г., Гарин Э.В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги. // Бот. журн. 2000. Т. 85. N 12. С. 97-101.
14. Папченков В.Г., Лисицына Л.И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. N 6. С. 94-98.
15. Папченков В.Г., Лисицына Л.И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. N 7. С. 86-90.
16. Папченков В.Г., Шпак Т.Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. N 9. С. 84-94.
17. Протопопова В.В. Триба *Heliantheae* Cass. (incl. *Ambrosieae*, *Tageteae*) // Флора европ. части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 25–52.
18. Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1982. Вып. 124. С. 43-49.
19. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах //Тр. ботанического ин-та АН СССР. Сер.3 (геоботаника). М.1950. вып. 6. С. 7-207.
20. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 3. С. 64–80.
21. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биологические науки.1975. №2. С.7-34.
22. Цвелев Н.Н., Бочкин В.Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях. //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т.97. вып.5. С.99 – 106.
23. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М. 1976. 214 с.
24. Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). М.1988. 184 с.
25. Brändel M. The role of temperature in the regulation of dormancy and germination of two related summer-annual mudflat species // Aquatic Botany. 2004. Vol.79. P. 15-32.
26. Sasaki R. M., Zaidan L.B.P., Felipe G.M. Effect of storage of achenes of *Bidenes gardneri* Baker on light sensitivity during germination // Rev. bras. bot. 1999. Vol. 1. T.22. P.75-81.

SOME FEATURES OF THE ONTOGENY OF *BIDENS FRONDOSA* L., CPOSOBTVUYUSCHIE ITS RESETTLEMENT

© 2011 N.V. Vasilieva

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Science

Some peculiarities of *Bidens frondosa* L., ontogenesis contributing to dispersal of this invasive species and supplanting native species *Bidens tripartita* L., are considered.

Key words: Invasion, native, ontogenesis of plants.