УДК: 581.524.1/2

МЕХАНИЗМЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИНВАЗИОННОЙ BIDENS FRONDOSA L. НА АБОРИГЕННЫЕ ВИДЫ ЧЕРЕДЫ

© 2011 Васильева Н.В., Папченков В.Г.

Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН 152742, пос. Борок, Ярославская обл.; vnv@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 09.12.2010

В условиях прибрежий Куйбышевского, Чебоксарского и Горьковского водохранилищ проведены долговременные (2002–2010 гг.) стационарные наблюдения за состоянием популяций заносной североамериканской череды *Bidens frondosa* L. и популяций местных видов рода *Bidens*. Установлено, что в процессе внедрения в биоту инвазионного вида его популяции, как и популяции взаимодействующих с ним местных видов череды, испытывают глубокие изменения, связанные с активной естественной гибридизацией и ведущие к исчезновению местной *B. tripartita*, сокращению численности *B. radiata* и формированию новой формы чужеродной *B. frondosa*.

Ключевые слова: биоинвазия, гибриды, аборигенные виды, *Bidens frondosa*, *Bidens x garumnae*, *Bidens tripartita*, механизмы воздействия, популяции.

Адвентивные виды активно внедряются в растительные сообщества, занимая устойчивые позиции в составе флоры, нередко негативно воздействуя на популяции близких местных видов. Примером такого инвазионного растения является североамериканская череда олиственная Bidens frondosa L. В Европу она проникла в XVIII в. и постепенно расселилась по всей этой части света [Koch, 1988]. Поначалу она была известна лишь в ботанических садах и не дичала. Массовое дичание вида стало наблюдаться лишь в конце XIX в. Бурный период инвазии вида в Европу и на Дальний Восток начался Первой после мировой войны [Виноградова, 2003]. Bo второй половине 1970-х гг. В. frondosa попала на Волгу [Скворцов, 1982]. И уже в конце 1980-х - начале 1990-х гг. она Волгоградском, отмечалась на Саратовском, Куйбышевском, Горьковском Чебоксарском, Иваньковском водохранилищах прилегающих К ним территориях.

Занимая ту же экологическую нишу, что и аборигенная *B. tripartita* L., череда олиственная оказала отчетливое негативное воздействие на местный вид, который стал исчезать в местах появления *B. frondosa*. В связи с этим встал вопрос о механизмах воздействия инвазионного вида на местные.

Как показали многолетние (2002– 2010 гг.) стационарные полевые Куйбышевском, наблюдения на Чебоксарском Горьковском И водохранилищах [Papchenkov, 2010], одним из механизмов воздействия B. frondosa на аборигенные виды череды является их поглощение в процессе активной гибридизации. Сведения о гибридизации В. frondosa в литературе крайне противоречивы. Показано, что в пределах естественного ареала frondosa имеет очень высокую вариабельность [Fassett, 1975] и, являясь самоопыляющимся растением, гибриды образует редко. Считалось, что так же редко вид гибридизирует и в местах заноса. С.Г. Мосякин [1988] в своей статье «Ріл Bidens L. (Asteraceae) УССР» флорі писал, «Bidens frondosa L. – адвентивный североамериканский вид, который в последнее время очень распространился в УССР, может образовывать гибриды с B. tripartita L. (Bidens x garumnae Jeanjean et Debray) (Wagenitz, 1979), однако они возникают редко». Но наши полевые исследования в бассейне Волги показывают иное. В. frondosa последние 10-15 лет стала к югу от 58° с. ш. не только достаточно массовым видом с высокой жизнеспособностью, но видом очень высокой И c гибридогенной активностью [Папченков, 2006].

Вопрос о способах опыления видов рода Bidens L. до сих пор остается открытым. Так, R.D. Noyes [2007] в своей работе «Apomixis Asteraceae: Diamonds in the Rough» указывает (с. 217): «Самоопыление, но не агамоспермия показана для многих видов рода Bidens. Случаи аномального микроспорогенеза представляются возможное доказательство как агамоспермии ДЛЯ широко распространенных тетраплоидных видов В. connata Muhl., В. frondosa L. и vulgata Greene. Таким образом, всеобъемлющее доказательство эффективного апомиксиса (агамоспермии) для Bidens сомнительно до тех пор, пока не будут проведены *убедительные* цитологические генетические подтверждения исследования ДЛЯ наблюдений Dahlgren (1920) и Crowe and Parker (1981)». Такого же мнения придерживается и Thomas Gregor [2004] в своей работе «Apomicts in the Vegetation of Central Europe».

По нашим наблюдениям, несмотря на то, что *B. frondosa* L. в целом начинает пвести несколько позже. нежели B. tripartita L., сроки цветения перекрывают сроки цветения B. tripartita L. Кроме того, поскольку B.frondosa L. свойственна неотения, ее цветущие растения мелкие онжом наблюдать и в более ранние сроки вегетационного периода. В связи с этим вполне может произойти перекрестное опыление растений B. frondosa и B. tripartita.

Экспедиционные исследования показали, что везде, где встречалась B. frondosa, отмечался и гибрид <math>B. xдагитпае [Папченков, Лисицына, 1992, 1993: Папченков. Шпак. 1992: Папченков, Гарин, 2000; Папченков, 2003, 2006, 2007а, 2007б; Васильева, Папченков, 2007]. Первые сборы B. frondosa в бассейне Волги датируются 1973 г. (Саратовская обл., Саратовское водохранилище, в устье р. М. Иргиз и у возле г. Балаково; левого берега Волгоградская обл., Волгоградское водохранилище, залив Меловой овраг) [Лисицына, Артеменко, 1990], сборы B. х garumnae – 1974 г. (Самарская обл., берег р. Б. Толкай в окр. д. Б. Толкай) [Папченков, 2007а].

Многолетние наблюдения популяций frondosa на 10 стационарных участках обсыхающих мелководий Куйбышевском, на Чебоксарском Горьковском И водохранилищах показали, что в них уже в первый (2002) год наблюдений наряду с типичными В. frondosa и В. tripartita присутствовали гибридные В. х garumnae. Затем исчезла B. tripartita и встречаться, a потом господствовать, возвратный гибрид B. frondosa x B. х garumnae. Сейчас же ни на одном из стационарных наблюдения не отмечается frondosa, ни B. tripartita, меньше стало В. х дагитпае и везде обильны разные варианты возвратных гибридов В. frondosa, которые все больше становятся похожи на типичную В. frondosa, но все еще сохраняют признаки В. tripartita. Кроме того, все больше становится ранее редкого гибрида B. frondosa x B. radiata.

Гибридные растения *B*. х *garumnae* имеют три ростовые формы (рис. 1). Первая, наиболее крупная из них, была обычна в первые годы контакта *B*. *frondosa* и *B*. *tripartita*, вторая (средняя на рис. 1) сопровождала исчезновение *B*. *tripartita*, третья (мелкая) стала

наиболее обычной уже в отсутствие B. tripartita, хотя встречалась и в пору доминирования второй. В качестве морфологических особенностей гибридов отмечено отсутствие большинства листьев боковых долей и наличие той или иной мере выраженного опушения семян [Папченков, 2006].

Заметно позже, чем В. х дагитпае, в

местах поселения *В. frondosa* стал появляться ее гибрид с *В. radiata* Thuill. Впервые нами он был найден в 1997 г. (Тверская обл., г. Кимры, Угличское водохранилище), в 2007–2009 гг. этот гибрид на водохранилищах Верхней и Средней Волги стал встречаться регулярно, а в 2010 г. отмечался уже во всех точках наблюдения и имел очень высокою численность.



Рис. 1. Три ростовые формы Bidens x garumnae Jeanjean et Debray.

У этого гибрида обычно бывает хорошо развита лишь верхушечная доля листа, имеющая по краю частые мелкие зубчики. Характерным для него является и желтовато-зеленый цвет листовых пластинок; к осени они становятся почти

желтыми. Эти растения также бывают представлены тремя ростовыми формами (рис. 2), но такой зависимости размеров растений от времени начала появления гибрида, как в случае с *B*. х *garumnae*, не замечено.



Рис. 2. Три ростовые формы *Bidens frondosa* L. х *B. radiata* Thuill.

Еще одним (кроме гибридизации) механизмом воздействия инвазионного вида В. frondosa L на аборигенные виды конкуренция является аборигенными видами за имеющиеся ресурсы. Ускоренные темпы развития вселенца на ранних этапах онтогенеза позволяют B. frondosa раньше и полнее использовать имеющиеся ресурсы. Так, наблюдается сокращение латентного периода для части свежих семян B. frondosa. Для приблизительно 30 % семян B. frondosa и при благоприятных условиях конца августа – начала сентября (тепло и влажно) латентный период сильно укорачивается (до 3-4 недель), в то время как для семян B. tripartita латентный период онтогенеза составляет не менее 6 месяцев. Кроме

того, по сравнению с другими видами и гибридами рода Bidens у В. tripartita сильно увеличен период прорастания семян, достигая 10-12 дней. В условиях экспериментального нашего пруда всхожесть семян В. frondosa составляет 52%, B. tripartita – лишь 28%. Свежие гибридных растений дагитпае ведут себя подобно одному из родительских видов (B. frondosa) - при среднесуточной температуре +25°C они прорастать уже осенью. способны Однако при этом всхожесть у гибридов выше, чем у родительских видов – 80+4 % у *В.* х *garumnae* против 30±5 % y B. frondosa. B. frondosa опережает В. tripartita и по темпам прироста биомассы (рис. 3).

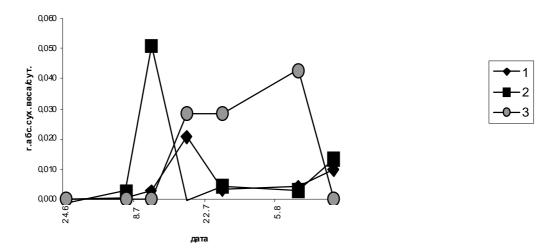


Рис.3. Темпы прироста биомассы растений рода Bidens в течение вегетационного сезона: 1-B. frondosa, 2-B. tripartita, 3-B. x garumnae

Уже у проростков *В. frondosa* средняя абсолютно-сухая фитомасса одного растения составляет 0.028 г, тогда как у *В. tripartita* она равна 0.011 г. Для проростков *В.* х *garumnae* средняя абсолютно-сухая фитомасса одного растения составляет 0.019 г. Средняя фитомасса взрослых

генеративных растений B. frondosa равна 1.60 г, B. tripartita -0.46 г, B. х garumnae -1.10 г. Листовой индекс у проростков череды олиственной составляет в среднем 67.9 % против 57.3 у B. tripartita и 55.6 % - у B. х garumnae. Корневой индекс, соответственно, равен 32.1 %, 41.8 % и 44.4 % (рис. 4-6).

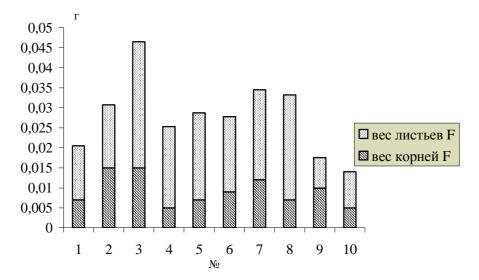


Рис. 4. Структура биомассы проростков *B. frondosa*.

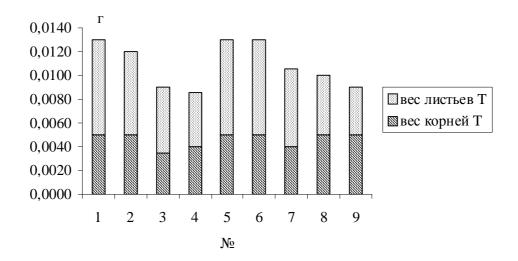


Рис. 5. Структура биомассы проростков *B. tripartite*.

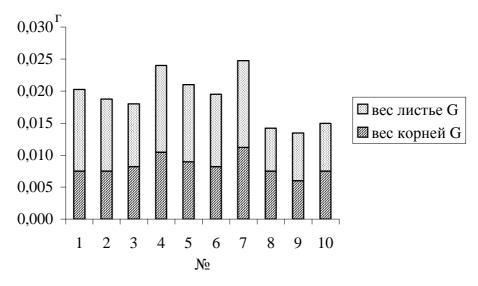


Рис. 6. Структура биомассы проростков *Bidens* х *garumnae*.

Таким образом, В. frondosa безусловно имеет более высокую конкурентную способность ПО отношению к В. tripartita, поскольку обладает более высокими темпами развития И большей биомассой, особенно В начальный период Еше более онтогенеза. высокой конкурентоспособностью обладают гибриды В. frondosa, в частности В. х дагитпае. Основными механизмами воздействия В. frondosa L. аборигенную В. tripartita являются поглощение последней В процессе активной гибридизации и конкуренция с имеющиеся ресурсы, нею 3a позволяет В. frondosa L. активно внедряться в растительные сообщества, занимая устойчивые позиции в составе флоры.

Благодарности

Работа поддержана грантами Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и Программы фундаментальных исследований отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

Литература

Васильева Н.В., Папченков В.Г. Распространение в бассейне Волги и биоэкологические особенности *Bidens frondosa* L. // Естественные и инвазивные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. Международ. науч. конф., 5–8 июня 2007 г. Ростов-на-Дону, 2007. С. 64–65.

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.-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 31–32.

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.

Мосякин С.Г. Рід *Bidens* L. (Asteraceae) у флорі УССР // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 6. С. 11–18.

Папченков В.Г. Растения-вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. (Тула, 2003). М.: Изд-во Бот. сада МГУ; Тула: Гриф и К°, 2003. С. 79–81.

Папченков В.Γ. Интенсивность распространения и гибридизации Bidens frondosa L. (Asteraceae) в бассейне Волги // Чужеродные виды (Борок-2): Голарктике Тез. докл. Второго международ. симпоз. по изуч. инвазийных видов. Борок Ярославской обл., Россия, 27 сент. - 1 окт. 2005 г. Рыбинск; Борок, 2006. С. 56-57.

Папченков В.Г. Редкие и новые гибридные растения в Среднем Поволжье // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 6. С. 137–145.

Папченков В.Г. Характер воздействия растений-вселенцев на популяции местных представителей флоры бассейна Волги водоемов Естественные и инвазивные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. Международ. науч. конф., 5-8 июня 2007 г. Ростов-на-Дону, 2007б. С. 238-249.

Папченков В.Г., Гарин Э.В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 97–101.

Папченков В.Г., Лисицына Л.И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94–98.

Папченков В.Г., Лисицына Л.И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 86–90.

Папченков В.Г., Шпак Т.Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. N 9. С. 84–94.

Скворцов А.К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1982. Вып. 124. С. 43–49.

Koch U.V. Okologische Aspecte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa Verdangt er *Bidens tripartita* L. // Flora. 1988. Bd. 180. S. 3–4.

Fassett N.C. A manual of aquatic plants / With revision and appendix by E.C. Ogden. Madison: University of Wisconsin, 1975. 405 p.

Gregor T. Apomicts in the Vegetation of Central Europe. Vechta. 2004. 159 p.

Noyes R.D. Apomixis in the *Asteraceae*: Diamonds in the Rough // Functional Plant Science and Biotechnology. 2007. N 1(2). P. 207–222.

Papchenkov V.G. Dynamics of populations *Bidens frondosa* L. and its hybrids on Volga Reservoirs // The III International Symposium "Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok – 3". Programme and Abstracts. October 5th–9th 2010, Borok; Myshkin, Yaroslavl District, Russia, 2010. P. 77.

MECHANISMS OF INFLUENCE INVASION BIDENS FRONDOSA L. ON NATIVE BUR-MARIGOLD SPECIES

© 2011 Vasileva N.V., Papchenkov V.G.

E Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl' oblast, 152742 Russia; vnv@ ibiw.yaroslavl.ru

In coastal conditions of the Kuibyshev, Gorky and Cheboksary reservoirs the long time (2002–2010) stationary observations for a population state of invasive North American *Bidens frondosa* L. and native species populations of the genus *Bidens* were carried out. It has been found that in the process of invasive species implementation into the biota its populations, as well as populations of interacting with it native species of *Bidens*, are experiencing profound changes associated with active natural hybridization and leading to disappearance of the local *B. tripartita*, reduction in the number of *B. radiata* and the formation of a new form of alien *B. frondosa*.

Keywords: bioinvasion, hybrids, native species, *Bidens frondosa*, *Bidens x garumnae*, *Bidens tripartita*, mechanisms of influence, populations.