

# ОСОБЕННОСТИ РАННИХ ЭТАПОВ РАЗВИТИЯ *CHAEROPHYLLUM AUREUM* L. – ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА ЗОНТИЧНЫХ (UMBELLIFERAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2015 Петрова С.Е.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
119991 Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12; [petrovasveta@list.ru](mailto:petrovasveta@list.ru)

Поступила в редакцию 15.12.2013

Проанализирован вторичный ареал и изучены особенности ранних этапов развития бутня золотистого (*Chaerophyllum aureum* L.) – чужеродного вида зонтичных *C. aureum*, который появился на территории европейской части России в XX в.; один из первых гербарных сборов (Московская область) датирован 1924 г. Во вторичном ареале чаще всего вид встречается в антропогенных местообитаниях: близ железных дорог, на пустырях, реже на луговинах и на опушках широколиственных лесов. В регионах, представленных гербарными сборами, *C. aureum* успешно натурализуется и создаёт устойчивые самоподдерживающиеся популяции. Он обладает комплексом гелио-мезоморфных признаков строения, что позволяет ему успешно приживаться на относительно открытых умеренно влажных местообитаниях и конкурировать с аборигенными видами. Такие особенности, как высокая всхожесть семян, значительная морфологическая, размерная и временная изменчивость прематурных особей *C. aureum*, выявленные в данной работе, могут способствовать успешной натурализации вида во вторичном ареале.

**Ключевые слова:** *Chaerophyllum aureum*, чужеродный вид, вторичный ареал, всхожесть семян, проростки, имматурные особи.

## Введение

Внедрение чужеродных видов является в настоящее время значительной частью природных изменений и часто ведёт к существенным потерям биологического разнообразия и экономической значимости экосистем, подверженных биологическим инвазиям [Виноградова и др., 2010]. Многие растения-колонизаторы, в частности гигантские борщевики (*Heracleum sosnowskyi*, *H. mantegazzianum*) из семейства зонтичных, захватившие в последние десятилетия колоссальные площади в Европе и России, не только пагубно воздействуют на экосистемы, но и представляют опасность для здоровья человека. Некоторые виды зонтичных из других родов создают локальные инвазии, процесс их распространения

пока наблюдается лишь на ограниченной территории, однако поведение этих видов в ближайшем будущем может оказаться весьма экспансивным. Одним из таких видов является *Chaerophyllum aureum* L. – бутень золотистый, первичный ареал которого охватывает Кавказ, Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье, Малайзию, Иран. На Западном Кавказе природные местообитания бутня – это опушки лиственных и смешанных лесов, разнотравно-злаковые субальпийские луга у верхней границы леса в горах. К настоящему времени данный вид отмечен как заносный в ряде областей и городов европейской России (Ленинградская область, Карелия, Тверская, Московская, Тамбовская, Курская, Ростовская, Саратовская

области, Башкирия), где он встречается в разреженных лесах и парках, на лесных полянах и опушках [Виноградова, 2004; Пименов, Остроумова, 2012]. Распространение *C. aureum* должно быть подвергнуто дальнейшей тщательной ревизии, чтобы правильно установить границы исходного естественного ареала и своевременно выявить очаги появления вида в новых областях. *C. aureum* похож на широко распространённый в Восточной Европе *Anthriscus sylvestris*, а также на ряд других бутней, в связи с чем может оставаться незамеченным при маршрутном изучении флоры отдельных регионов. До недавнего времени *C. aureum* не значился в наиболее часто используемых определителях растений Европейской части России [Определитель сосудистых..., 1995; Иллюстрированный определитель..., 2003]. Однако в последнем выпуске Флоры средней полосы европейской части России П.Ф. Маевского [2006], а также в сводке «Зонтичные (Umbelliferae) России» [Пименов, Остроумова, 2012] данный вид уже включён в определительный ключ наряду с аборигенными бутнями. Это служит косвенным свидетельством более частой встречаемости («популярности») вида в Европейской части России.

Не исключены дальнейшее продвижение *C. aureum* в центральные и северные районы страны и активная натурализация на новых территориях. Такого же мнения придерживается А.П. Сухоруков, относя вид к «представителям нового поколения неофитов» [Sukhorukov, 2011]. Процесс расселения может идти постепенно и незаметно для исследователей, так как *C. aureum*, в отличие от гигантских борщевиков, не представляет опасности для здоровья человека. Помимо этого, бутень золотистый распространён по всей Европе, в том числе в соседних с Россией странах, так что его появление в Центральной России не вызывает большого удивления. Однако особенности расширения природного

ареала именно таких видов могут послужить моделью для выявления общих хорологических особенностей чужеродной и инвазионной фракций флоры, способствовать выявлению основных биологических закономерностей, происходящих на начальных этапах фитоинвазий, определению факторов, влияющих на процесс расселения заносных видов, а также диагностике признаков, способствующих их натурализации. В связи с этим важной задачей является своевременное исследование вторичного ареала, способов размножения, жизненной формы, онтогенеза и других биологических признаков *C. aureum*.

В данной работе изучено поведение *C. aureum* на ранних этапах развития в экспериментальных условиях, в том числе в Ботаническом саду МГУ, с целью определения адаптивных механизмов, позволяющих виду натурализоваться за пределами первичного ареала.

#### Методы и материалы

Карты распространения *C. aureum* на территории Европейской части России составляли на основании гербарных сборов из гербариев МГУ (MW), ГБС РАН (MHA), БИН РАН (LE).

Ранние этапы развития растений изучали в экспериментальных условиях. Зрелые плоды были собраны в конце июля 2011 г. с растений из инвазионной популяции, образованной *C. aureum* по береговой линии и на террасной части у р. Сторожка под Саввино-Сторожевским монастырём (г. Звенигород Московской обл.). Часть семян была посеяна в декабре того же года в ящики с почвой (ботанический сад МГУ). Другая часть семян была стратифицирована в течение 1.5 месяца при температуре +4 °С, а затем помещена в чашки Петри, где выдерживалась при температуре +20 °С.

Анализировали анатомическое строение семядолей и листьев имматурных растений. Срезы делали лезвием от руки. После соответствующей

щей гистохимической обработки с применением флороглюцина и соляной кислоты готовили временные препараты, срезы заключали в глицерин.

Для выявления особенностей анатомического строения семян их предварительно вымачивали в течение трёх дней в смеси вода:этанол:глицерин (1:1:1), затем делали продольные срезы через центр мерикарпия (не менее, чем в пятикратной повторности).

Число устьиц подсчитывали с помощью диафрагмы с квадратным окном известной площади, помещённой в окуляр, затем находили среднее арифметическое из полученных промеров (не менее 30) и пересчитывали на  $1 \text{ мм}^2$  [Келлер, 1940]. Коэффициент палисадности – отношение высоты клеток столбчатого мезофилла к общей толщине мезофилла – выражен в процентах. Фотографии разновозрастных особей делали с помощью цифрового фотоаппарата Pentax Optio WP, фотографии срезов – с помощью цифровой фотокамеры Axiosam MRC, встроенной в микроскоп AxioPlan 2 Imagin и фотонасадки DCM 510 на микроскоп Микромед-3.

## Результаты

### Вторичный ареал

#### *Chaerophyllum aureum*

Анализ гербарных сборов показал, что вид встречается в следующих регионах.

**Тверская обл.:** Конаковский р-н, пос. Новозавидовский; пустырь у домов на ул. Новая, 16.08.1987, Нотов А. (MW).

**Владимирская обл.:** Юрьев-Польский р-н, 5.25 км к В. от ст. Юрьев-Польский, окраина д. Кумино,  $56^{\circ}29'50''$  с. ш.,  $39^{\circ}45'00''$  в. д., склон насыпи ж/д у моста через ручей Бабка, 17.07.2007, Серёгин А.П. (MW).

**Москва:** Кусково – неоднократно встречен на территории парка, сборы разных лет: 1) одичало в парке, 18.09.1977, Скворцов А.К. (МНА),

2) в березняке, 19.06.1992, Насимович Ю., Дейстфельдт Л. (МНА), 3) вдоль дорожек, в кустарниковых зарослях и под пологом леса, в массе,  $55^{\circ}43'$  с. ш.,  $37^{\circ}48'$  в. д., 21.06.2001, Насимович Ю.А. (МНА);

Останкино, ГБС, одичало, 13.08.1980, Скворцов А.К. (МНА); на территории ГБС, в кустарнике неподалеку от экспозиции отдела Флоры, 25.07.1982, Игнатов М.С. (МНА); ВВЦ, у горки на газонах, 06.08.1997, Сорокин В.С. (MW);

Лосиный остров, Московская часть, кв. 37/3, заросли по ЛЭП, высота примерно 1 м, 17.07.2001, Аверченков И.М., Медведева Д.А., Насимович Ю.А., Теплов К.Ю. (МНА);

Курская ж/д, в 700 м от ст. Текстильщики (в сторону от Москвы), придорожная луговина, 21.06.1988, Бочкин В.Д. (МНА); в 1 км от пл. Текстильщики (Курская ж/д) в сторону сорт. ст. Угрешская (Малая окружная ж/д), по склону насыпи ж/д напротив автобусной ост. «Металлический завод» (что по Волгоградскому пр.), огромная колония, 01.06.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, в 100 м от ж/д моста через Рязанский проспект в сторону сорт. ст. Андроновка, луговина по склону насыпи, большая колония, 18.06.1989, Бочкин В.Д. (МНА);

Юго-Восточный АО, на ветке, соединяющей Курскую ж/д и Московскую окружную ж/д (проходящей параллельно Волгоградскому проспекту), на луговине по откосу полотна в большом количестве, 16.06.1998, Сухоруков А.П. (MW);

Казанская ж/д, в 1 км от пл. Плющево в сторону от Москвы, вдоль полотна прибрежная луговина в кустарнике, 13.07.1988, Бочкин В.Д. (МНА); в 500 м от пл. Плющево (от Москвы), вдоль ж/д полотна грузовой колеи, луговина, колония, 12.06.1989, Бочкин В.Д. (МНА);

Октябрьская ж/д, в 300 м от пл. Ленинградского вокзала, по полотну ж/д, луговина, колония, 16.07.1990, Бочкин В.Д. (МНА);

Горьковская ж/д, около пл. Карачарово, в придорожных посадках *Populus*, 02.09.1990, Насимович Ю. (МНА);

Тушинский берег Химкинского водохранилища, на нарушенных залесённых участках в окрестностях пруда, образует заросли, 11.06.2010, Медведева Д.А. и Насимович Ю.А. (МНА);

Кузьминский лесопарк, кв. 18; лесная опушка у МКАД, в массе, 03.06.2012, Насимович Ю.А. (МНА); в 1 км от Волгоградского пр. к «Птичке», 12 км МКАД, на лугу вдоль ограды, 55°40'70" с. ш., 37°49'93" в. д., 30.06.2012; Бочкин В.Д., Майоров С.Р. (MW, МНА).

**Московская обл.:** Звенигородский р-н, окрестности Саввино-Сторожевского монастыря, высокий берег р. Москвы, 16.08.1965, Туманян С.А. (МНА); Серпухов, заросли ив вдоль ж/д в 1 км к северу от вокзала, 10.07.1980, Алексеев Ю. (МНА); Горенки, Московская улица, в парке, 09.07.1924, Назаров М.И. (MW); близ ж/д пл. Хлебниково Савёловской ж/д, у подножия ж/д насыпи, большая колония на протяжении 20 м вдоль насыпи, 26.09.2011, Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. (MW) и почти там же – близ ж/д платформы Хлебниково Савёловской ж/д, заросли по откосу ж/д насыпи, 55°59' с. ш., 37°30' в. д., 26.08.2012, Майоров С.Р., Виноградова Ю.К. (MW, МНА); Лосиный остров, Алексеевский парк, берег Алексеевского пруда близ кв. 39, 24.06.2011, Аверченков И.М. (МНА); Балашихинский р-н, НП «Лосиный остров» у берега Алексеевского пруда, на прибрежной луговине, 29.06.2011, Майоров С.Р., Величанская Н., Прохорова А. (MW).

**Тамбовская обл.:** Мичуринский р-н, в 2 км севернее ст. Мичуринск-Воронежский; на луговине у ж/д полотна, обильно, 09.06.2000, Сухоруков А.П. (MW; LE); Мичуринский р-н, близ ж/д станции Кочетовка-5, в посадках *Acer negundo*, в массе, 09.06.2000, Сухоруков А.П. (LE);

Первомайский р-н, 0.5 км южнее ж/д пл. Новокленовская, на каменистом субстрате, небольшая популяция, 09.06.2002, Сухоруков А.П. (MW); Инжавинский р-н, 500 м севернее от ж/д ст. Инжавино, луговина у ж/д полотна, 10.06.2004, Сухоруков А.П., Потапов В. (MW); Тамбовский р-н, окрестности посёлка Рада, на просеке в широколиственном лесу, 27.07.2004, Сухоруков А.П. (MW; LE).

**Саратов:** ж/д станция Саратов-2, полоса отчуждения ж/д; 01.06.2002, Березуцкий М. (MW).

**Санкт-Петербург:** в северной части города между крематорием и ж/д среди кустарника, 06.07.2009, Конечная Г.Ю. (LE).

**Ленинградская обл.:** Лужский р-н, от ст. Оредеж к мосту после ручья, 15.06.1990, Хааре А.О. (LE) и почти там же – близ пос. Оредеж, на склоне ж/д насыпи между ст. Оредеж и ж/д мостом, 12.08.1996 (LE), а также в самом пос. Оредеж, у забора на городской улице с восточной стороны новой церкви; 14.11.2009, Конечная Г.Ю., Ефимов П.Г. (LE).

**Псковская обл.:** Локнянский р-н, северная окраина пос. Локня, луг у ж/д, 19.07.1998, Конечная Г.Ю., Хааре А.О. (LE).

Во всех представленных регионах вид успешно цветёт и завязывает полноценные плоды. Во многих местообитаниях *S. aureum* образует значительные по площади заросли.

Особенно интересны находки, сделанные в разное время в одном и том же районе. Например, в Московской обл. близ пл. Хлебниково Савёловской ж/д заросли *S. aureum* отмечались в 2011 и 2012 гг., в Москве в Кусковском лесопарке вид был встречен в 1977, 1992 и 2001 гг. В Ленинградской обл. повторные находки отмечались близ села Оредеж. Первые сборы, датируемые 1990 г., произведены на ж/д насыпи близ ж/д ст. Оредеж, для вида указывается большое обилие. В 1996 г. растение было собрано в том же районе повторно, а в 2009 г. вид был найден

уже в самом посёлке. Все повторные находки свидетельствуют об устойчивости, самоподдержании популяций и расширении ареала *S. aureum* как в центральных районах Европейской части России, так и в северных регионах страны.

Литературные данные позволяют дополнить список пунктов, в которых *S. aureum* был отмечен. Это Карелия, Курская, Ростовская, Саратовская области и Башкирия [Виноградова, 2004; Пименов, Остроумова, 2012].

В Тверской обл. для *S. aureum* (помимо находки 1987 г, представленной гербарным сбором в MW) имеется ещё одно указание на массовое произрастание вдоль ж/д Бологое – Великие Луги в окрестностях станции Бологое-2 и Скворцово в 2005 г. [Нотов, 2009].

В чернозёмной полосе России, по данным А.П. Сухорукова [Sukhorukov, 2011], вид распространён (помимо тех регионов, которые представлены гербарными сборами в MW, MHA, LE) в следующих пунктах: Первомайский р-н, близ ж/д ст. Богоявленск, в массе (2000), Мичуринский р-н, рядом с ж/д пл. Каменка, на ж/д полотне (2004) и между ж/д платформами Электродепо и Кочетовка-5, на лугу по опушке леса возле железной дороги (2007).

*S. aureum* не указывается для Тульской [Шереметьева и др., 2008], Орловской [Еленевский, Радыгина, 2005] и Калужской [Калужская флора..., 2010] областей.

Карты распространения вида в Европейской части России представлены на рисунках 1, 2.

Общая карта распространения *S. aureum* на территории России приведена в монографии «Зонтичные (Umbelliferae) России» [Пименов, Остроумова, 2012], находки в чернозёмной полосе закартированы А.П. Сухоруковым [Sukhorukov, 2011].

#### Ранние этапы развития

Большую часть семени, длина которого составляет 6–8.5 мм, занимает

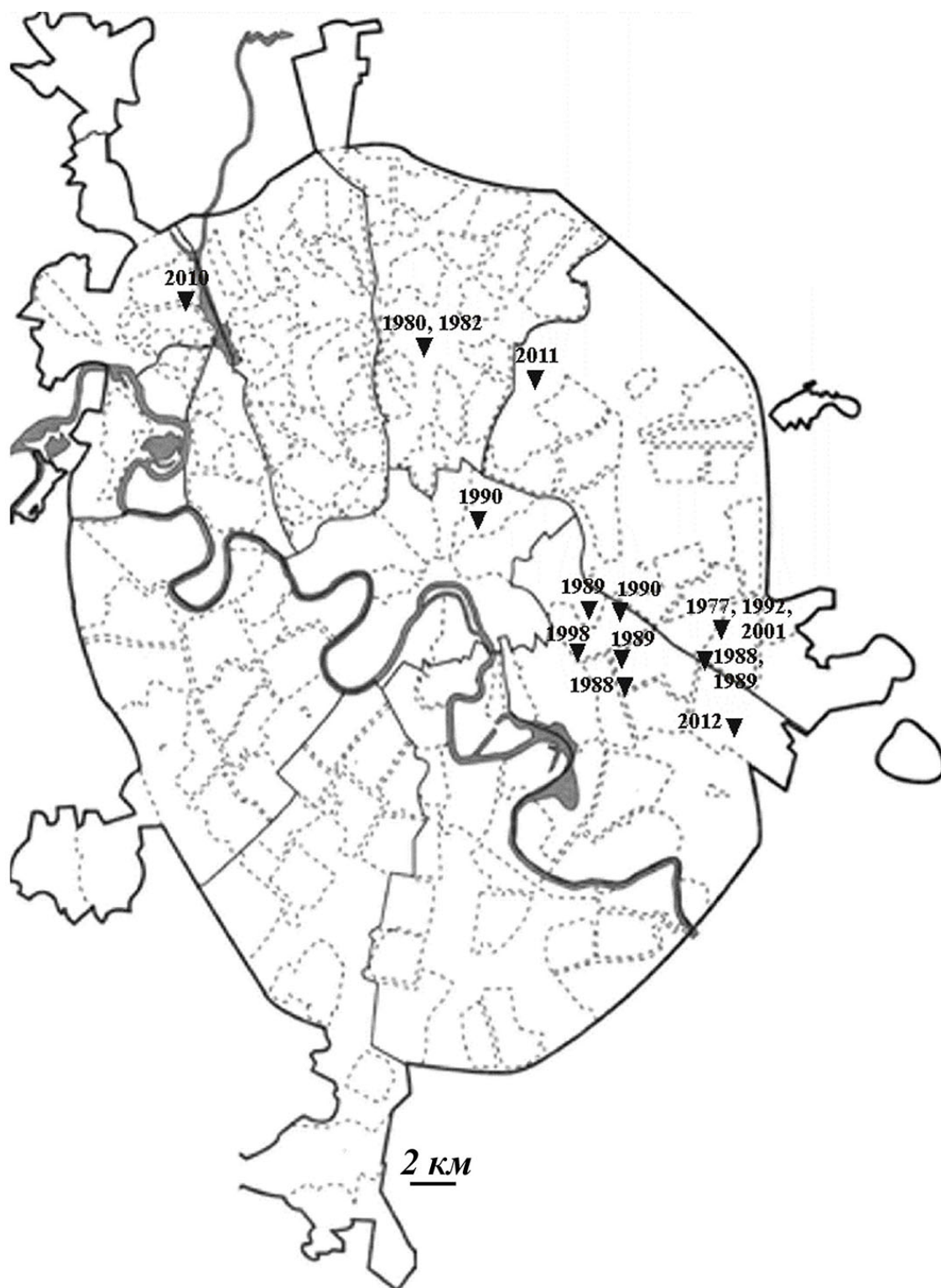
эндосперм, зародыш относительно мелкий, 0.57–0.95 мм длиной (встречаются недоразвитые зародыши около 0.35–0.48 мм длиной), дифференцирован на осевую часть (гипокотиль и зародышевый корешок) и две хорошо развитые, несколько превышающие её по длине семядоли, почечка представлена меристематическими клетками. Отношение длины зародыша к длине семени составляет около 9% (5–12%).

В лабораторном эксперименте прорастание семян в чашках Петри началось на 4-й день после предварительной полуторамесячной стратификации, в результате около 75% семян дало всходы. При выходе из покровов семени (мерикарпия) первым появляется зародышевый корень, покрытый ближе к апексу многочисленными корневыми волосками, за ним – гипокотиль и две семядоли (рис. 3 А). Жизнеспособность полученных проростков оказалась низкой, все особи, как оставленные в чашках Петри, так и пересаженные затем в почву, погибли.

Эксперимент по изучению ранних этапов развития *S. aureum* при посеве в почву (Ботанический сад МГУ) оказался более удачным. В первый год после посева массовое прорастание началось уже в конце апреля – начале мая. Полностью сформированный проросток имеет две семядоли, гипокотиль 13–15 мм длиной и слабо развитый около 40–50 мм длиной главный корень. Семядольная пластинка ланцетная 13–14.5 мм длиной, около 1.5 мм шириной, оттянута в черешок длиной 20–25 мм; в основании черешки двух семядолей срастаются на протяжении 1–1.5 мм (рис. 3 В). К концу мая помимо проростков в ящиках были обнаружены и ювенильные растения с одним-двумя первыми листьями. Таким образом, уже в самом начале онтогенеза при густом посеве отчётливо проявилась индивидуальная изменчивость в развитии особей.

На второй год в посевочных ящиках обнаружилась ещё более выраженная

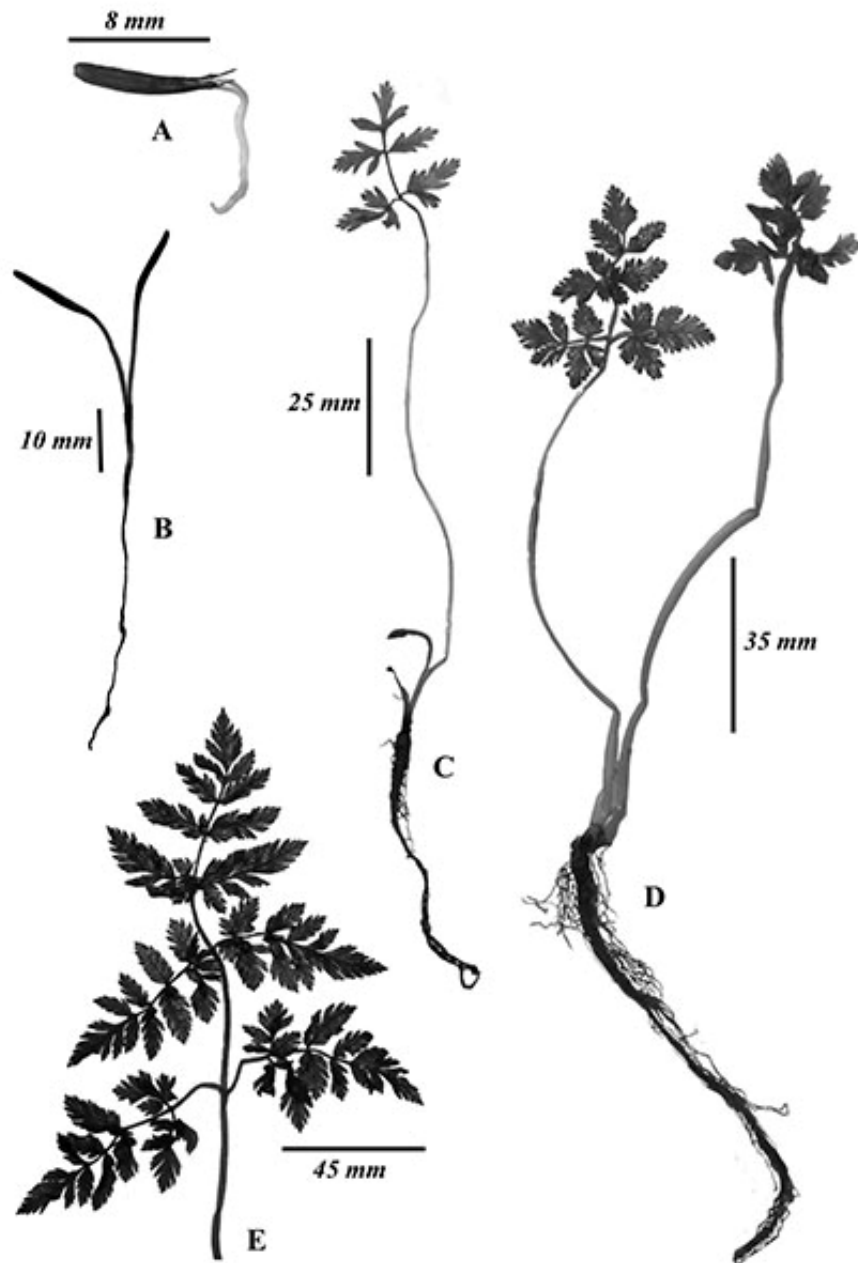




**Рис. 2.** Карта находок *Chaerophyllum aureum* на территории Москвы. Условные обозначения такие же, как на рис. 1.

четырёх листьев в розетке. Два первых листа бесчерешковые с редуцированной сидящей на влагалище пластинкой; далее следует черешковый (черешок около 11 мм длиной) лист с развитой (~ 25×30 мм) пластинкой, включающей два листочка первого порядка и непарный верхушечный тройчатораз-

дельный листочек. У последующего, четвертого, листа образуется три боковых листочка сложной пластинки. Гипокотиль бежевого цвета, веретеновидно утолщённый 3–4 мм в диаметре; главный корень разветвлённый тонкий (его диаметр, как правило, не превышает таковой наиболее



**Рис. 3.** Разновозрастные особи *Chaerophyllum aureum*: А, В – проростки; С, D – имматурные особи; Е – листовая пластинка розеточного листа особи к концу имматурного этапа развития.

мощного близлежащего бокового корня), углубляется в почву до 10 см.

Более развитые растения имеют при основании чешуевидные остатки от распавшихся влагалищ прошлогодних листьев. Далее следует до четырёх-пяти розеточных фотосинтезирующих листьев: каждый последующий имеет более крупную и расчленённую пластинку. Соответственно у нижнего листа три боковых листочка, у следующего

четыре, у двух верхних по пять рассечённых боковых листочков первого порядка. Пластинки около 65–110×55–120 мм; черешки около 115–170 мм длиной (рис. 3. D).

У наиболее сильно развитых имматурных особей при основании побега отчётливо выражен так называемый резид – базальный участок прироста главного побега прошлого года, втянутый в почву за счёт



контрактильной деятельности подземных осей. Метамеры резиды одеты волокнистыми основаниями отмерших прошлогодних листьев, в пазухе одного из первых листьев имеется почка возобновления. В молодой розетке второго вегетационного сезона имеется два маленьких нижних листа с редуцированной пластинкой и шесть нормально развитых фотосинтезирующих листьев (рис. 3 Е), средний размер пластинки  $\sim 120 \times 140$  мм, длина черешка около 190 мм. Пластинка каждого последующего листа более сложная по сравнению с предыдущей. Гипокотиль 6–7 мм толщиной, с придаточными корнями, коричневый, морщинистый. Главный корень разветвлённый, причём многие боковые и гипокотильные корни не отличаются по длине и толщине от главного. На главном и боковых корнях низших порядков часто образуются многочисленные бугорки с группами тонких коротких эфемерных корешков, служащих для более эффективного всасывания воды без интенсивного горизонтального простираания, что важно при развитии корневой системы в условиях ограниченного пространства и высокой конкуренции. Образование такого рода множественных корней нами было отмечено и у многих других зонтичных, культивируемых в тесных посадочных ёмкостях [Petrova, 2013].

К середине июня особи высокой жизнеспособности перешли во взрослое вегетативное состояние, что ознаменовалось образованием дважды-трижды перистосложных листьев дефинитивного типа, сильным утолщением и ветвлением боковых корней и приостановкой роста главного корня. Далее наблюдалось удлинение верхних междоузлий побега и формирование системы синфлоресценции. Однако таких растений в искусственной популяции было отмечено всего два, большая часть особей сохраняла более медленные темпы индивидуального развития.

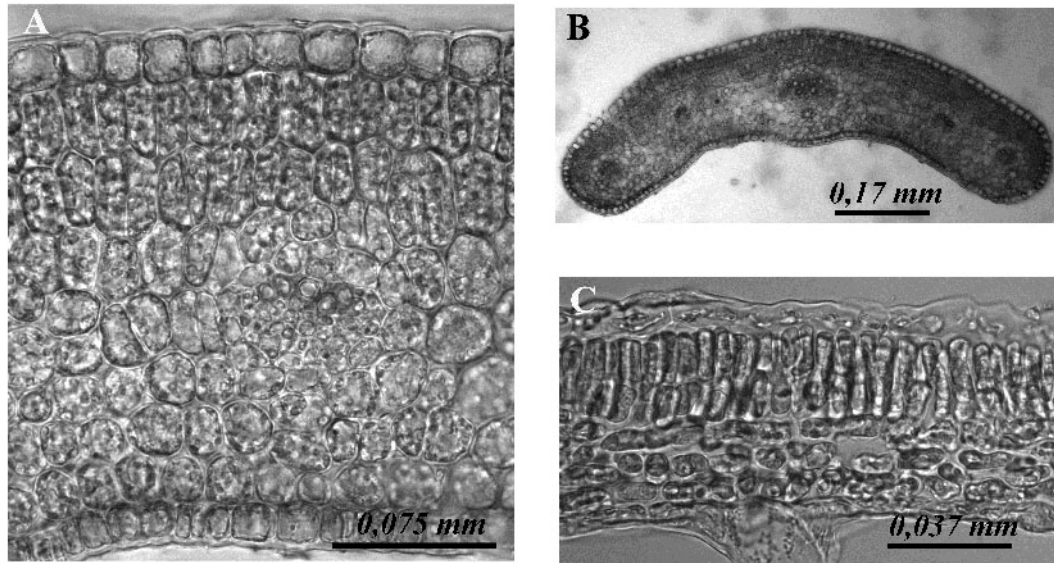
Следует отметить, что, несмотря на высокую плотность, в искусственных посадках смертность особей на прегенеративном этапе онтогенеза оказалась невысокой. Растения реагировали на многочисленность уменьшением размеров.

#### **Анатомия разновозрастных особей**

Анализ микроструктуры разновозрастных листьев, как органов, достоверно отражающих адаптацию растений к экологическим условиям, может способствовать выявлению экологического оптимума для *S. aureum* и прогнозированию наиболее подходящих для него местообитаний во вторичном ареале. В этом свете особое внимание уделено строению семядолей, так как именно семядоли, структура которых предопределена ещё на стадии зародыша, служат отражением первичного экотипа растения, исходного комплекса экологических факторов, в которых происходило становление вида.

Семядольная пластинка проростков *S. aureum* (рис. 4 А, В) 0.195–0.213 мм толщиной, дорзивентральная, амфистоматическая, покрыта толстой кутикулой. Устьичный аппарат аномоцитный, устьица в числе 347 (min 232 – max 656) на  $1 \text{ мм}^2$  в нижней, 37 (min 0 – max 232) – в верхней эпидерме. Наружная стенка эпидермальных клеток утолщена. Клетки нижней и верхней эпидермы с поверхности изодиаметрические с прямыми клеточными стенками. В отдельных клетках видны мелкие друзы оксалата кальция. Мезофилл дифференцированный: столбчатая хлоренхима двуслойная, образована цилиндрическими или конусовидными (внутренний слой) клетками, губчатая хлоренхима пятислойная, состоит преимущественно из округлых на поперечном сечении клеток. Коэффициент палисадности около 30%.

Пластинка листьев иматурных растений (рис. 4 С) значительно тоньше семядолей 0.075–0.088 мм толщиной, дорзивентральная, гипостоматическая



**Рис. 4.** Микроструктура листьев *Chaerophyllum aureum*: А, В – семядольная пластинка при разных увеличениях; С – листовая пластинка имматурной особи.

(или с немногочисленными устьицами в верхней эпидерме), опушённая. Плотность устьиц составляет 425 (min 270 – max 618) на 1 мм<sup>2</sup>. Антиклинальные стенки эпидермальных клеток извилистые, зрелые устьица 0.015–0.025 мм длиной, 0.0125–0.015 мм шириной. Наружная стенка клеток эпидермы покрыта рельефным слоем кутикулы. Между покровными клетками располагаются клетки-подставки, несущие одноклеточные волоски. Мезофилл отчётливо дифференцирован: имеется один или два слоя столбчатой хлоренхимы из продолговатых цилиндрических клеток, и пятислойная губчатая хлоренхима из неправильной формы клеток. Коэффициент палисадности около 35–47%.

#### Обсуждение и Заключение

На основании изучения гербарных сборов (MW, МНА, LE), а также литературных данных можно предполагать, что *C. aureum* появился на территории европейской России в XX в.; первый для Европейской части России гербарный сбор (Московская обл.) датирован 1924 г.; наибольшее число сборов относится к 1990-м и 2000-м гг. Чаще всего вид встречается

в антропогенно нарушенных местах: близ железных дорог, на пустырях, реже на луговинах и на опушках широколиственных лесов. Большинство находок приурочено к железным дорогам, в связи с этим наиболее вероятно, что основным путём распространения *C. aureum* в Европейской части России являются железные дороги.

Анализ гербарных сборов показал, что в указанных регионах (г. Москва, Московская, Тверская, Владимирская, Тамбовская области) особи *C. aureum* проходят все фенофазы и завязывают плоды. Во многих местообитаниях вид образует заросли, значительные по площади, что говорит о его способности к эффективной натурализации и созданию устойчивых самовоспроизводящихся популяций на территории европейской России. Такое поведение *C. aureum* подтверждает и факт успешной интродукции вида в ботаническом саду МГУ, где он не только хорошо прижился, но и начал активно захватывать новые участки. Вид встречается также совершенно одичавшим в ГБС РАН близ экспозиций отдела флоры СССР [Игнатов и др., 1990; Майоров и др., 2012], (первые особи *C. aureum* для интродукции были

привезены в 1949 г. из Кабардино-Балкарии [Майоров и др., 2013], по-видимому, именно с тех пор началось его активное расселение по ГБС). В изученном нами фитоценозе (Московская обл.) *S. aureum*, занесённый сюда человеком, прекрасно существует уже много лет (отмечен в районе Саввино-Сторожевского монастыря С.А. Туманян в 1965 г.), его популяция постепенно расширяет границы.

Изучение строения семян и особенностей ранних этапов развития проведено с целью выявления признаков конкурентного преимущества вида, способствующих успеху на начальных стадиях заселения во вторичном ареале. Размеры зародыша *S. aureum* (0.57–0.95 мм длиной, около 9% длины семени), по-видимому, не могут свидетельствовать о преимуществах этого чужеродного вида по сравнению с видами природной флоры, так как лежат в пределах, отмеченных для трёх аборигенных для Европейской части России видов бутней *S. aromaticum*, *S. bulbosum*, *S. prescottii* (для них рассматриваемые параметры составляют  $0.71 \pm 0.16$ , 8%;  $0.42 \pm 0.18$ , 7%;  $1.31 \pm 0.16$ , 18%, соответственно), а также многих других среднерусских зонтичных [Петрова, 2008]. Обычно о более высокой энергии прорастания и жизнеспособности семян свидетельствуют более крупные относительные размеры зародыша [Тюрина, 1978]. Для прорастания семян *S. aureum*, как и многих других зонтичных, в частности близкородственных представителей рода *Chaerophyllum* [Vandelook et al., 2007], важна холодовая стратификация, таким образом, длительный зимний период, характерный для Европейской части России, является отчасти положительным, стимулирующим развитие *S. aureum* фактором. Всхожесть высокая, по предварительным данным, около 75%. В искусственных посадках и в естественных биотопах вторичного ареала (г. Москва и область) прорастание начинается в конце апреля.

При высокой плотности посева не все семена прорастают в первый год, в нашем эксперименте всходы были отмечены и на второй год, что служит важным приспособлением, позволяющим виду выбирать наиболее подходящие условия для развития. При высокой плотности особей и ощутимой внутривидовой конкуренции наблюдается значительная гетерогенность растений по времени развития, виталитетности, размерам отдельных элементов, при этом смертность остаётся невысокой. Способность реагировать на неблагоприятные условия повышением индивидуальной изменчивости, вероятно, может являться адаптивным механизмом, благоприятствующим успешному захвату и удержанию пространства во вторичном ареале. Как показали наши исследования, наиболее мощные особи с высокими темпами развития могут заканчивать прегенеративный период за 1.5 года и уже в середине второго вегетационного сезона переходить к цветению, особи низкой жизнеспособности могут оставаться в имматурном состоянии и на третьем году жизни. Такая вариабельность онтогенеза (сокращение или, наоборот, пролонгация отдельных периодов развития в зависимости от экологических условий) увеличивает гетерогенность популяции, повышая конкурентоспособность вида.

Анализ листового аппарата позволил выявить экологические предпочтения *S. aureum* и спрогнозировать биотопы, в которых можно ожидать появления и быстрой натурализации вида. Судя по микроструктуре листьев, для молодых особей *S. aureum* характерны умеренно гелио-мезоморфные черты строения (более отчётливо световые признаки выражены у проростков). Листовой аппарат обладает относительно высокой скоростью транспирации и газообмена: плотность устьиц на  $1 \text{ мм}^2$  – 232–656 в нижней и до 232 в верхней эпидерме у семядолей, 270–618 в эпидерме у листьев имматурных растений; и

высокой фотосинтетической активностью: семядоли и настоящие листья имеют два слоя столбчатой хлоренхимы, коэффициент палисадности 30–47%. По этим показателям вид не только не уступает, но и превосходит большинство мезофильных среднерусских зонтичных из луговых и опушечных ценозов [Петрова, 2008]. Если сравнивать вид с тремя аборигенными бутнями – *C. aromaticum*, *C. bulbosum*, *C. prescottii* (для них получены следующие показатели: плотность устьиц в семядолях на абаксиальной и адаксиальной стороне –  $117 \pm 21$  и  $11 \pm 8$ ,  $233 \pm 22$  и  $48 \pm 20$ ,  $163 \pm 17$  и  $28 \pm 15$  на  $1 \text{ мм}^2$ , соответственно; КП – 17–33, 50 (35), 26–50%, соответственно), то по своим экологическим характеристикам он оказывается к ним очень близок, особенно к двум луговым видам – бутню клубненоносному и бутню прескотта. Световая структура семядолей позволяет *C. aureum* прорасти и нормально развиваться близ железных дорог, где на протяжении всего вегетационного сезона уровень инсоляции высок, а при дальнейшем расселении осваивать более или менее осветлённые биотопы: луга, лесные опушки, светлые городские парки. Именно такие местообитания являются потенциально благоприятными для заселения *C. aureum*, здесь он может успешно конкурировать с видами природной флоры, в частности, другими представителями зонтичных. При переходе в имматурное состояние значительно менее светолюбивые, чем семядоли, молодые листья обеспечивают нормальное развитие особей *C. aureum* даже в затенении, под пологом более быстро разрастающихся видов.

Таким образом, проведённый анализ показал, что *C. aureum* встречается во многих областях Европейской части России, где он эффективно натурализуется и постепенно увеличивает площадь расселения, а

также выявил высокую всхожесть семян, значительную гетерогенность и пластичность особей исследуемого вида на ранних этапах развития, которые могут способствовать успешному закрепленю его во вторичном ареале.

### Литература

Виноградова В.М. Род. 73. Бутень – *Chaerophyllum L.* // Флора Восточной Европы. М.; СПб.: Т-во научн. изд. КМК, 2004. Т. 11. С. 422–424.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И. Определитель сосудистых растений Орловской области. 2-е изд. М.: МПГУ, 2005. 214 с.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичёв А.В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. С. 5–105.

Иллюстрированный определитель растений Средней России / И.А. Губанов, К.В. Киселёва, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. М., 2003. Т. 2. 656 с.

Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области / Н.М. Решетникова, С.Р. Майоров, А.К. Скворцов, А.В. Крылов, Н.В. Воронкина, М.И. Попченко, А.А. Шмытов. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2010. 548 с.

Келлер Э.Ф. Длина жилок и число устьиц на единицу площади листа как экологический признак // Растение и среда. 1940. Т. 1. С. 299–375.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2006. 600 с.

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во научн. изд. 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 А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2009. 473 с.
- Определитель сосудистых растений центра европейской России / И.А. Губанов, К.В. Киселёва, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Аргус, 1995. 560 с.
- Петрова С.Е. Онтоморфогенез некоторых восточноевропейских представителей семейства *Umbelliferae* Moris (*Apiaceae* Lindl.): Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2008. 215 с.
- Пименов М.Г., Остроумова Т.А. Зонтичные (*Umbelliferae*) России. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2012. 477 с.
- Тюрина Е.В. Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск: Наука. Сибирское отд-ние, 1978. 240 с.
- Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Щербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области. М.: Изд. Бот. сада Моск. ун-та; Тула: Гриф и К<sup>о</sup>, 2008. 274 с.
- Petrova S.E. On the development of lateral roots in some *Apiaceae* // Functional plant anatomy. Proceedings of the International Conference, Dedicated to 90<sup>th</sup> Anniversary of Gorn B. Kedrov. Moscow: MAKSPress, 2013. P. 148–153.
- Sukhorukov A.P. New invasive alien plant species in the forest-steppe and northern steppe subzones of European Russia: secondary range patterns, ecology and causes of fragmentary distribution // Fedd. Repert. 2011. Vol. 122. N 3–4. P. 287–304.
- Vandelook F., Bolle N., Van Assche J.A. Seed dormancy and germination of the european *Chaerophyllum temulum* (*Apiaceae*), a member of a trans-Atlantic genus // Ann. Bot. 2007. Vol. 100. Iss. 2. P. 233–239.

# EARLY STAGES OF ONTOGENESIS OF *CHAEROPHYLLUM AUREUM* L. – ALIEN UMBELLIFERAE SPECIES OF EUROPEAN PART OF RUSSIA

© 2015 Petrova S.E.

M.V. Lomonosov Moscow State University,  
119991 Moscow, Leninskie gory, 1-12; [petrovasveta@list.ru](mailto:petrovasveta@list.ru)

The alien range and the behavior at the early stages of development of *Chaerophyllum aureum* L. – alien Umbelliferae species in the European part of Russia have been studied. *C. aureum* has appeared in European Russia in the 20th century, one of the first records in Moscow Region dates 1924, the most specimens in the herbarium (MW, MHA, LE) refer to the 1990 and 2000 years. More often the species is found in the anthropogenic landscapes, near railways, at the wastelands, meadows and the edges of the deciduous forests. In the most regions *C. aureum* has naturalized and created stable self-reproducing populations. The vegetative organs of *C. aureum* have a set of helio-mesomorphic features that promote it to take root in the relatively open moderately moist habitats. It seems that a high rate of germination and significant polymorphism in morphology, size and time of development of *C. aureum* individuals at the early stages of ontogenesis can play an important role in the successful naturalization of the species in the different regions of European Russia.

**Key words:** *Chaerophyllum aureum*, alien species, alien range, germination, seedlings, immature individuals.