

УДК: 581.524.2

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *BIDENS* *FRONDOSA* L. НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

© 2016 Ронжина Д.А.

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург 620144;
e-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Поступила в редакцию 22.12.16

Изучено распространение, размеры и распределение биомассы растений, листовые параметры и семенная продуктивность у инвазионной *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале. Этот вид был обнаружен в прибрежных нарушенных местообитаниях в верхнем течении р. Исеть на участке протяжённостью около 100 км (от г. Арамилы до г. Каменск-Уральский). Сравнительный анализ показал, что высота растения *B. frondosa* была на 35% больше, чем у аборигенных видов рода *Bidens*. Сухая масса растения *B. frondosa* превышала биомассу *B. tripartita* и *B. radiata* в 1.5 и 4.9 раза, соответственно. Большие размеры и биомасса *B. frondosa* свидетельствовали о большей конкурентоспособности этого вида по сравнению с аборигенными видами рода *Bidens*. При одинаковой толщине листа у трёх изученных видов небольшая плотность листьев (*LD*) *B. frondosa* обусловила меньший (в 1.2 раза) сухой вес единицы площади листа (*LMA*) по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata*. Эти структурные особенности листьев *B. frondosa* способствовали оптимизации процессов газообмена внутри листа и позволили развить большую ассимиляционную поверхность на единицу массы растения (*LAR*), что должно обеспечить этому виду большую скорость роста. Анализ показателей семенной продуктивности показал, что в ряду *B. radiata* – *B. tripartita* – *B. frondosa* увеличивалось число корзинок на растении, но снижалось число семян в одной корзинке и количество семян в расчёте на одно растение. Масса 100 семян у *B. frondosa* была больше по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata* в 1.6 раза и в 2.3 раза, соответственно. В целом, высокая встречаемость *B. frondosa* на протяжённом участке (около 100 км) в верхнем течении р. Исеть, а также значения продукционных показателей (размеры и вес растений, масса и количество семян) свидетельствуют об успешной натурализации этого вида на Среднем Урале.

Ключевые слова: инвазии растений, *Bidens frondosa*, *Bidens tripartita*, конкуренция, распределение биомассы, высота растения, листовые параметры, масса семянки.

Введение

Bidens frondosa L. инвазионный для Евразии вид североамериканского происхождения. Он включён в список 50 самых распространённых чужеродных видов Европы [Lambdon et al., 2008] и Чёрную книгу России [Виноградова и др., 2010], так как обладает высокой конкурентной способностью и репродуктивным успехом, натурализуется в естественных фитоценозах и вытесняет аборигенные виды. Впервые в Европе *B. frondosa* была обнаружена во второй половине XVIII в., однако быстрое расширение вторичного ареала этого вида во многих странах Европы и Европейской час-

ти России началось во второй половине XX в. [Виноградова и др., 2010]. В начале XXI в. этот вид обнаружен на территории республики Башкортостан в поймах крупнейших рек Предуралья Белая, Уфа и Мелеуз [Абрамова, Нурмиева, 2013], а также в Оренбургской области в Самарско-Кинельском междуречье, долине р. Губерли [Рябинина, Князев, 2009] и на Ириклинском водохранилище [Рябинина, Князев, 2009; Куликов, 2010]. В гербарии ИЭРиЖ УрО РАН (SVER) есть несколько находок *B. frondosa* в Челябинской области, сделанных Князевым М.С. На территории Свердловской области [Третьякова, 2011, 2015] и

Сибири [Эбель и др., 2014] данный вид пока не отмечен.

В целом, история натурализации и расселения *B. frondosa* на Евразийском континенте хорошо изучена [Глазкова, 2005; Виноградова и др., 2010; Васильева, Папченков, 2011; Галкина и др., 2015; Серёгин, 2015]. Выявлено морфологическое разнообразие этого вида во вторичном ареале [Галкина и др., 2015]. Определены морфометрические показатели стеблей, листьев и соцветий *B. frondosa* [Абрамова, Нурмиева, 2013; Виноградова и др., 2013]. В экспериментальных условиях изучены темпы прорастания семян, скорость роста, биомасса и семенная продуктивность этого вида [Brändel, 2004; Виноградова и др., 2010; Васильева, Папченков, 2011]. Описан онтогенез *B. frondosa* [Галкина, 2013]. На территории Башкортостана исследованы популяционные характеристики и продуктивность *B. frondosa* [Абрамова, Нурмиева, 2013]. Значительное внимание было уделено изучению гибридогенной активности *B. frondosa* как одному из возможных механизмов влияния этого вида на аборигенные виды рода *Bidens* [Васильева, Папченков, 2011; Виноградова и др., 2013; Галкина и др., 2015]. Другим способом воздействия инвазионного вида на виды местной флоры является конкуренция за ресурсы. Одним из подходов к оценке конкурентоспособности инвазионного вида является сравнительный анализ морфологических, физиологических и репродуктивных черт этого вида с аборигенными видами того же рода [Pyšek, Richardson, 2007]. Часто изучаются также реакции этих видов на действие неблагоприятных факторов (поедание вредителями, засуха, дефицит минеральных веществ и т. д.) [Pyšek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012].

Поскольку отмечено, что инвазионная *B. frondosa* конкурирует и часто вытесняет в местах натурализации аборигенные виды *B. tripartita* L. и *B. radiata* Thuill. [Gruberova, Prach, 2003; Васильева, Папченков, 2011; Виноградова и др., 2013], проводят сравнительный анализ биологических особенностей этих видов. Наиболее хорошо изучены репродуктивные черты видов рода *Bidens*. Некоторые

авторы продемонстрировали большую семенную продуктивность *B. frondosa* по сравнению с *B. tripartita* [Gruberova et al., 2001; Виноградова и др., 2010]. Выявлены короткий латентный период созревания и большая всхожесть семян у *B. frondosa* [Gruberova, Prach, 2003; Васильева, Папченков, 2011]. Результаты этих исследований позволяют сделать заключение о более успешной реализации репродуктивной стратегии у инвазионной *B. frondosa* по сравнению с аборигенными видами. Противоречивы сведения относительно размеров и массы семян *B. frondosa*. Так, Н.В. Гладунова с соавторами [2016] обнаружили, что семена *B. frondosa* мельче, чем у *B. tripartita*, в то время как Sendek et al. [2015] не нашли различий по массе семян этих видов.

Помимо репродуктивной стратегии другим важным преимуществом инвазионных видов может быть отсутствие вредителей в местах их натурализации [Pyšek, Richardson, 2007; Виноградова и др., 2010; Novick et al., 2012]. В случае *B. frondosa* этот фактор, видимо, не играет существенной роли, поскольку обнаружено, что *B. frondosa* и *B. tripartita* не отличались друг от друга по количеству уникальных химических метаболитов и одинаково поедались вредителями [Macel et al., 2014]. Не выявлено также различий между этими двумя видами по эффективности использования азота и фосфора [Meisner et al., 2011].

Показано, что конкурентное преимущество инвазионных видов часто связано с такими морфологическими особенностями как большая биомасса и высота растений [Pyšek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012]. В экспериментальных условиях неоднократно отмечено также, что растения *B. frondosa* выше, чем *B. tripartita* [Виноградова и др., 2010; Васильева, Папченков, 2011; Danuso et al., 2012; Sendek et al., 2015].

Помимо размеров растения, конкурентоспособность вида обеспечивается большой относительной скоростью роста (*RGR*, relative growth rate) [Grime et al., 1988]. Этот параметр тесно связан с размерами листового полога растения (*LAR*, leaf area ratio) и чистой скоростью ассимиляции углерода растением (*NAR*,

net assimilation rate) $RGR = LAR \times NAR$ [Lambers et al., 1998]. Относительная площадь листьев на единицу массы растения (LAR) зависит от доли листьев в биомассе целого растения (LMR , leaf mass ratio) и сухого веса единицы площади листа (LMA , leaf mass per area) $LAR = LMR \div LMA$ [Lambers et al., 1998]. Чистая скорость ассимиляции углерода растением (NAR) тесно коррелирует со скоростью фотосинтеза единицы площади листа [Poorter, Van der Werf, 1998]. Таким образом, скорость роста растения зависит, прежде всего, от структуры и функциональной активности листьев, размеров листового полога и распределения биомассы по органам. В связи с этим, изучение листовых параметров необходимо для установления причин разной конкурентоспособности видов растений.

Сравнительный анализ чужеродных и аборигенных видов показал, что многие инвазивные виды растений отличаются от видов местной флоры как по скорости прироста биомассы, так и по значениям листовых параметров, связанных со скоростью роста (LAR , LMR , LMA , NAR) [Pyšek, Richardson, 2007; Novick et al., 2012]. Эти показатели листового полога у инвазивной *B. frondosa* и аборигенных *B. tripartita* и *B. radiata* не изучены. Распределение биомассы по органам у видов рода *Bidens* определено только у проростков *B. frondosa* и *B. tripartita* в условиях эксперимента [Васильева, Папченков, 2011]. Отсутствие комплексных исследований листовых параметров, от которых зависит скорость роста, и распределения биомассы по органам в естественных условиях произрастания не позволяет оценить значение этих показателей для большей конкурентоспособности инвазивной *B. frondosa* по сравнению с аборигенными видами *B. tripartita* и *B. radiata*.

Целью данной работы было изучить распространение инвазивной *B. frondosa* на Среднем Урале в верхнем течении р. Исеть, а также выявить биологические особенности этого вида, обеспечивающие его большую конкурентоспособность. Для этого был проведён сравнительный анализ размеров растений, распределения биомассы, листовых параметров

и семенной продуктивности у *B. frondosa*, *B. tripartita* и *B. radiata*.

Материалы и методы

Исследования проводили летом и осенью 2015 г. в верхнем течении р. Исеть от г. Екатеринбурга до границы Свердловской и Курганской областей (п. Водолазово). Река Исеть берёт начало на восточном склоне Уральских гор (вытекает из оз. Исетского), является левым притоком р. Тобол и принадлежит к Обь-Иртышскому бассейну. В верхнем течении р. Исеть пересекает Восточные предгорья Урала и Зауральский пенеппен, которые входят в состав Уральской равнинно-горной физико-географической страны [Атлас..., 2014]. Район исследований расположен в подзонах южной тайги и северной лесостепи. Климат территории умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха около +3 °С. Средняя температура самого холодного месяца (январь) составляет –13 °С, самого тёплого месяца (июль) +19 °С. Годовая сумма осадков 470–540 мм. Продолжительность вегетационного периода от 90 до 115 дней. Для территории характерна большая плотность населения и высокий уровень промышленного и сельскохозяйственного производства [Атлас..., 2014]. В данном районе наблюдается сильная антропогенная трансформация зональных типов растительного покрова с уровнем деградации территориальных комплексов растительности от 70 до 90% [Горчаковский и др., 1995].

Исследования проводили традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом. Учитывая характер местообитаний, занимаемых видами рода *Bidens*, были обследованы берега р. Исеть в населённых пунктах от г. Екатеринбурга до п. Водолазово, устьевые участки притоков р. Исеть, а также каналы вдоль автомобильных дорог на данной территории. Общая протяжённость маршрута составила 200 км с шагом 6–7 км.

У инвазивного вида *Bidens frondosa* L., а также у двух аборигенных видов *B. tripartita* L. и *B. radiata* Thuill. были изучены продукционные и листовые параметры. Для анализа брали неповреждённые, полностью сфор-

мированные растения, находящиеся в фазе цветения-плодоношения. Высоту и массу растений, размер листового полога растения, показатели репродуктивной сферы (число корзинок на растении, число семян в корзине, масса семянки), а также параметры листьев определяли в 10 повторностях. Для оценки размера листового полога растения измеряли диаметр проекции листового полога на поверхность почвы и рассчитывали отношение площади листьев к массе целого растения (LAR), как описано ниже. Распределение биомассы растений по органам определили в 5 повторностях. Для этого растения выкапывали, очищали от почвы, высушивали, взвешивали и рассчитывали отношение массы отдельных органов к массе целого растения.

Для изучения листовых параметров собирали срединные листья с 10 растений. У свежесобранных листьев измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра РК-1012E (Mitutoyo Corp., Япония). Затем листья фотографировали, высушивали и взвешивали. Площадь и периметр листа, а также длину и ширину конечной доли листа определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург). Фактор формы листа (F) рассчитывали по формуле: $F = P^2 \div S$ (P – периметр листа, см; S – площадь листа, см²). Сухой вес единицы площади листа (LMA , г/м²) вычисляли как $LMA = DW \div S \times 10$ (DW – сухой вес листа, мг; S – площадь листа, см²). Плотность листа (LD , г/см³) рассчитывали как $LD = LMA \div T$ (LMA – сухой вес единицы площади листа, г/м²; T – толщина листа, мкм). Кроме этого, определяли отношение площади листьев к массе целого растения (LAR , см²/г) по формуле: $LAR = LMR \div LMA \times 100$ (LMR – доля листьев в биомассе целого растения, %; LMA – сухой вес единицы площади листа, г/м²).

Достоверность различий видов по изученным параметрам оценивали, используя критерий Стьюдента. В таблице и на графиках приведены средние значения со стандартной ошибкой.

Результаты

Распространение *Bidens frondosa* L. B. *frondosa* была обнаружена в прибрежных нарушенных местообитаниях (вытопанные берега, около опор мостов) в верхнем течении р. Исеть на участке протяженностью около 100 км от г. Арамил до г. Каменск-Уральский (рис. 1).

В с. Камышево (56°32'19.2"N; 61°20'26.8"E) в канаве вдоль дамбы плотины на р. Исеть *B. frondosa* сформировала одновидовую заросль площадью около 10 м² с плотностью побегов 20–25 на 1 м². В с. Маминское (56°26'12.7"N; 61°25'01.2"E) и п. Горный (56°26'09.3"N; 61°35'30.8"E) *B. frondosa* доминировала совместно с *B. tripartita* в сообществах с преобладанием однолетников нарушенных переувлажненных местообитаний (рис. 1). В других местах произрастания немногочисленные экземпляры *B. frondosa* входили в состав прибрежных травянистых фитоценозов, а также сообществ с преобладанием однолетников нарушенных переувлажненных местообитаний. *B. frondosa* не была выявлена в притоках р. Исеть (Патрушиха, Исток, Арамилка, Бобровка, Брусанка, Камышенка, Каменка, Грязнуха, Колчеданка, Караульная) и в понижениях вдоль автомобильных дорог. Таким образом, этот вид имел долинный тип распространения на изученной территории.

Распределение биомассы растений по органам у видов рода *Bidens*. Сравнительный анализ размеров растений у изученных видов показал, что *B. frondosa* крупнее аборигенных видов рода *Bidens* (рис. 2).

Так средняя высота растения *B. frondosa* была на 35% больше, чем *B. tripartita* и *B. radiata*, а диаметр листового полога растения также был больше на 30 и 100%, соответственно. Средняя масса растения *B. frondosa* в 1.5 раза превышала биомассу *B. tripartita* и в 4.9 раза биомассу *B. radiata*. Корреляционный анализ показал, что биомасса растений более тесно связана с диаметром листового полога растений ($r=0.91$, $p<0.00001$), а не с их высотой ($r=0.75$, $p<0.00001$). Отношение суммарной площади листьев одного растения к его сухому весу (LAR) у *B. frondosa* было больше,

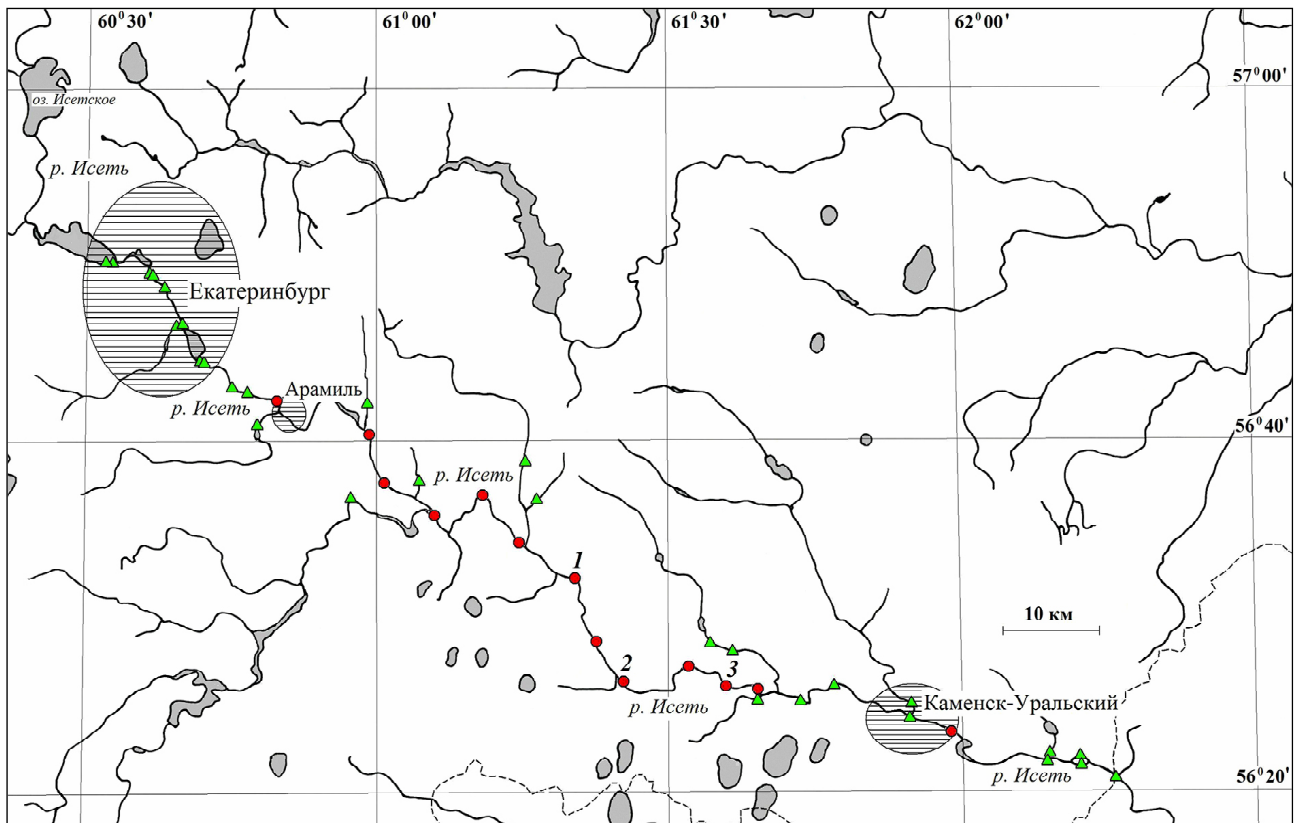


Рис. 1. Распространение *Bidens frondosa* L. в верхнем течении р. Исеть. Круги – места произрастания *B. frondosa* L., треугольники – *B. frondosa* L. не обнаружена. 1 – с. Камышево. 2 – с. Маминское. 3 – п. Горный. Заштрихованные овалы – города. Пунктирная линия – граница области.

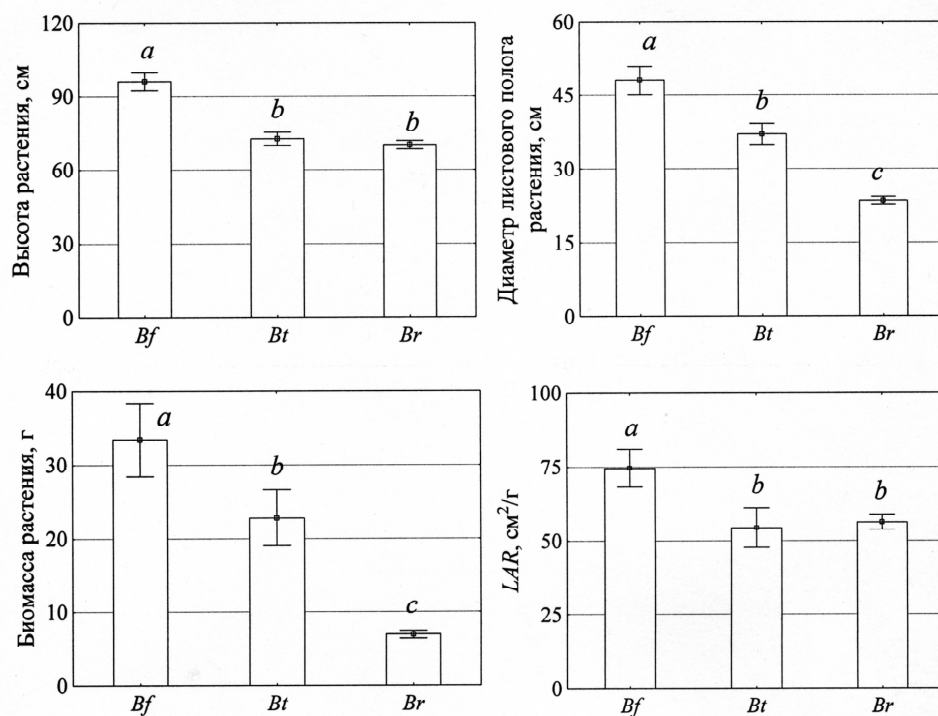


Рис. 2. Высота, биомасса и размеры листового полога растения (диаметр и LAR, leaf area ratio) у *Bidens frondosa* (*Bf*), *B. tripartita* (*Bt*) и *B. radiata* (*Br*). Буквами обозначена достоверность отличий по критерию Стьюдента при $p < 0.05$: разные буквы – отличия между видами по данному показателю достоверны, одинаковые буквы указывают на отсутствие отличий.

чем у *B. tripartita* и *B. radiata* в 1.4 и 1.3 раза, соответственно (рис. 2).

Анализ распределения биомассы растения по органам показал, что доли листьев и корней были сходными у трёх видов рода *Bidens* и составляли в среднем 17 и 15%, соответственно (рис. 3).

B. frondosa имела в 2.4 раза меньшую долю генеративных органов по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata*. Доли стеблей у *B. frondosa* и *B. radiata* были сходными и на 7% превышали значение этого параметра у *B. tripartita*. Корреляционный анализ показал, что доля стеблей положительно связана с высотой растения ($r=0.72$, $p<0.01$).

Листовые параметры у видов рода *Bidens*.

Анализ значений листовых параметров показал, что площадь и фактор формы листа у *B. frondosa* и *B. tripartita* были сходными (табл.).

B. radiata отличалась от этих двух видов более мелкими листьями (на 28%) с более сложной формой (фактор формы больше в 1.8 раза). При одинаковой толщине листа у трёх изученных видов небольшая плотность листьев *B. frondosa* обусловила меньший (в 1.2 раза) сухой вес единицы площади листа по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata* (табл.). Корреляционный анализ показал, что сухой вес единицы площади листа отрицательно связан с отноше-

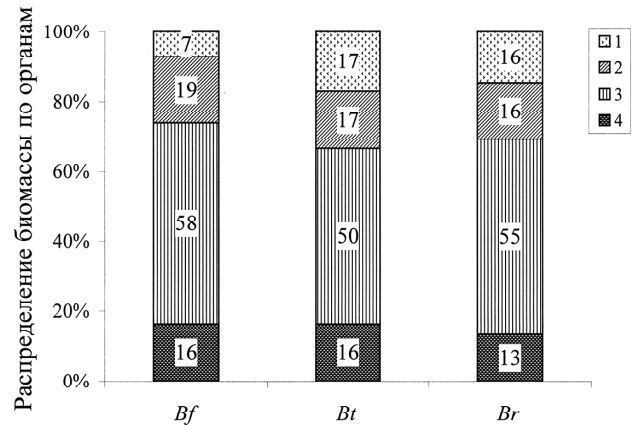


Рис. 3. Распределение биомассы по органам у *Bidens frondosa* (*Bf*), *B. tripartita* (*Bt*) и *B. radiata* (*Br*). 1 – генеративные органы, 2 – листья, 3 – стебли, 4 – корни. Цифры на столбцах диаграммы – среднее значение доли органов ($n=5$).

нием суммарной площади листьев к сухому весу растения ($r=-0.72$, $p<0.01$) и положительно – с долей листьев в биомассе растения ($r=0.88$, $p<0.0001$). Достоверные различия между тремя видами были обнаружены только по одному листовому параметру – отношение длины конечной доли листа к его ширине, значение которого увеличивается в ряду: *B. frondosa* – *B. tripartita* – *B. radiata* (табл., рис. 4).

Семенная продуктивность видов рода *Bidens*. Сравнительный анализ показал, что значения всех изученных показателей семен-

Таблица. Листовые параметры *Bidens frondosa*, *B. tripartita* и *B. radiata*. Буквами обозначена достоверность отличий по критерию Стьюдента при $p<0.05$: разные буквы – отличия между видами по данному показателю достоверны, одинаковые буквы указывают на отсутствие отличий

Показатели	Виды		
	<i>Bidens frondosa</i>	<i>B. tripartita</i>	<i>B. radiata</i>
Площадь листа, см ²	30±4 <i>a</i>	27±2 <i>a</i>	20±2 <i>b</i>
Фактор формы листа	126±9 <i>a</i>	134±18 <i>a</i>	232±22 <i>b</i>
Отношение длины конечной доли листа к его ширине	2.4±0.1 <i>a</i>	3.2±0.1 <i>b</i>	4.2±0.1 <i>c</i>
Толщина листа, мкм	190±5 <i>a</i>	198±7 <i>a</i>	187±5 <i>a</i>
Сухой вес единицы площади листа, г/м ²	25.9±0.8 <i>a</i>	30.2±1.2 <i>b</i>	28.9±0.8 <i>b</i>
Плотность листа, г/см ³	0.137±0.006 <i>a</i>	0.153±0.005 <i>b</i>	0.155±0.004 <i>b</i>

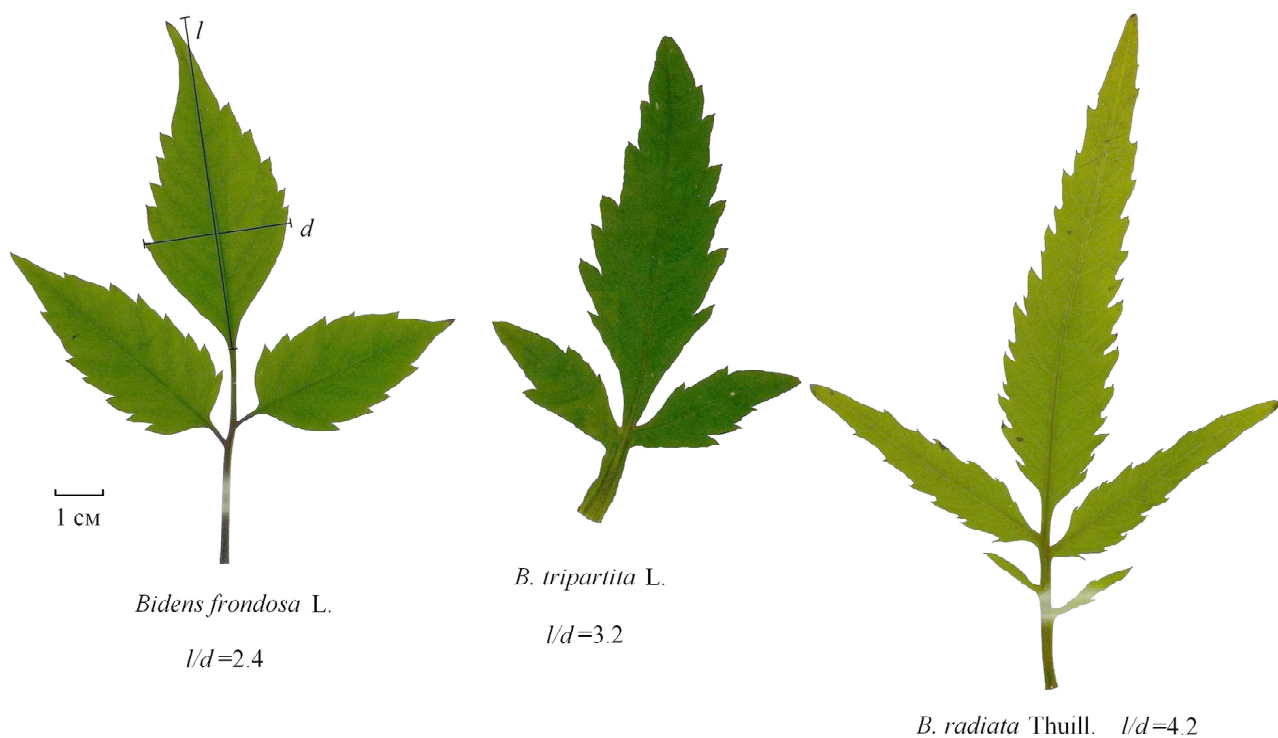


Рис. 4. Листья *Bidens frondosa*, *B. tripartita* и *B. radiata*. Длина конечной доли листа – l , ширина конечной доли листа – d .

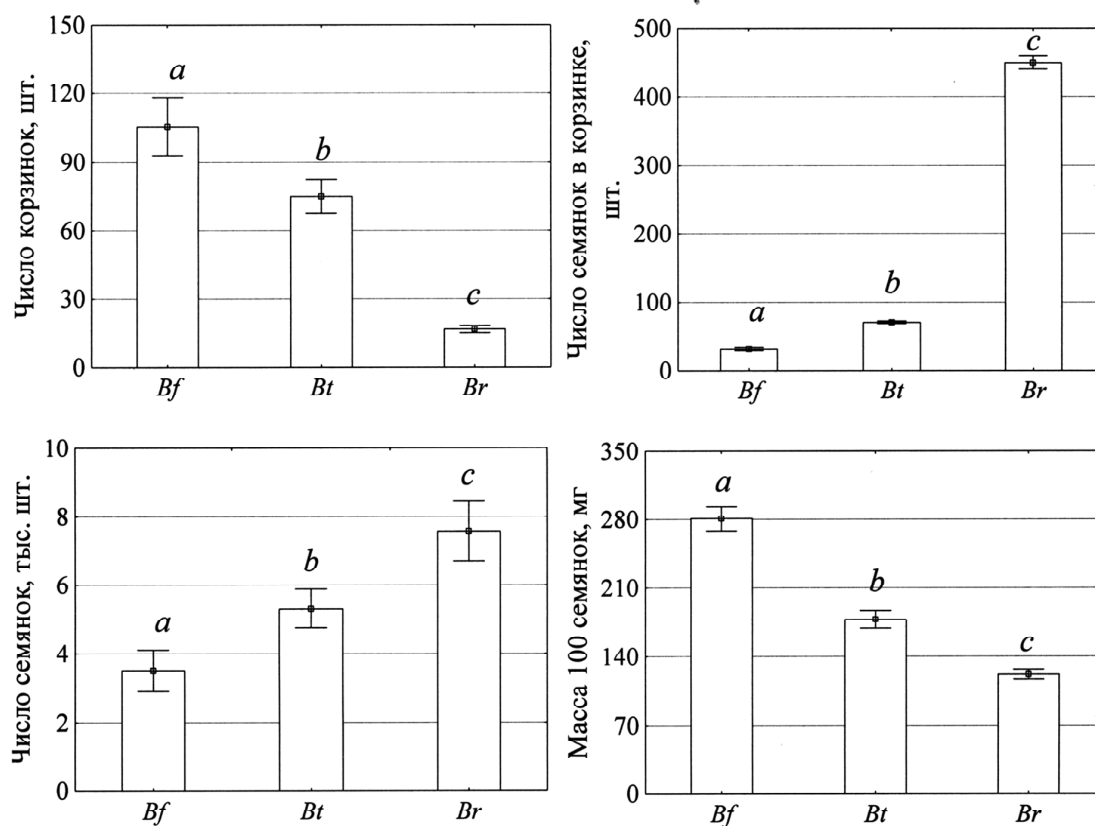


Рис. 5. Семенная продуктивность *Bidens frondosa* (*Bf*), *B. tripartita* (*Bt*) и *B. radiata* (*Br*). Буквами обозначена достоверность отличий по критерию Стьюдента при $p < 0.01$: разные буквы – отличия между видами по данному показателю достоверны, одинаковые буквы указывают на отсутствие отличий.

ной продуктивности (число корзинок и семян на одно растение, число семян в корзинке, масса семян) у трёх видов рода *Bidens* достоверно различались (рис. 5).

В ряду *B. frondosa* – *B. tripartita* – *B. radiata* уменьшалось число корзинок на растении, но возрастало число семян в одной корзинке. Последнее привело к увеличению в этом ряду количества семян в расчёте на одно растение. Масса 100 семян у *B. frondosa* была больше по сравнению с *B. tripartita* и *B. radiata* в 1.6 раза и в 2.3 раза, соответственно.

Обсуждение

На восточном макросклоне Урала *B. frondosa* была обнаружена нами в 2015 г. в верхнем течении р. Исеть на участке протяжённостью около 100 км от г. Арамилей до г. Каменск-Уральский (рис. 1). Ранее этот инвазионный вид не был отмечен на Среднем Урале [Третьякова, 2011, 2015] и в Сибири [Эбель и др., 2014]. Поскольку через г. Каменск-Уральский проходит граница между Уральской горно-равнинной страной и Западной Сибирью [Атлас..., 2014], и на участке от г. Каменск-Уральский до границы Свердловской и Курганской областей этот вид не был найден (рис. 1), можно заключить, что в настоящее время восточный предел распространения *B. frondosa* расположен примерно на 62° в. д. на границе Урала и Западной Сибири. Дальнейшее распространение семян *B. frondosa* вниз по течению реки приведёт к проникновению данного вида в Западную Сибирь.

Довольно широкое распространение *B. frondosa* на изученной территории (13 мест произрастания на участке протяжённостью около 100 км в верхнем течении р. Исеть) свидетельствовало о том, что с момента заноса этого вида прошло некоторое время. В то же время немногочисленность растений *B. frondosa* в большинстве мест произрастания (кроме трёх), а также долинный тип распространения, отсутствие этого вида вдоль обочин дорог и в притоках р. Исеть указывали на относительно недавнее время появления *B. frondosa* на восточном макросклоне Урала. Это подтверждают также последние публикации по чужерод-

ным видам Среднего Урала, где изложены результаты исследования адвентивной флоры с 1997 по 2013 г., и в которых *B. frondosa* не упоминается [Третьякова, 2011, 2015].

Наиболее важными для оценки конкурентных свойств вида являются такие параметры, как высота и латеральное распространение растений [Hodgson et al., 1999]. Кроме того, показано, что именно в условиях переувлажнённых местообитаний большая биомасса растения является ключевым параметром, отличающим инвазионные виды от аборигенных [Novick et al., 2012]. Сравнительный анализ морфометрических параметров и биомассы у инвазионного *B. frondosa* и аборигенных *B. tripartita* и *B. radiata* показал, что *B. frondosa* способна конкурировать с местными видами в условиях Среднего Урала. Об этом свидетельствовали большие по сравнению с местными видами размеры растений (высота и диаметр листового полога) и биомасса (рис. 2). Такие же средние значения высоты растений обнаружены ранее у *B. frondosa* на территории республики Башкортостан, однако при этом растения имели примерно в 2 раза меньшую биомассу [Абрамова, Нурмиева, 2013]. Высота генеративных растений *B. frondosa*, произраставших на территории республики Мордовия, была на 20–30 см меньше, чем на Среднем Урале [Гладунова и др., 2016].

Сравнительный анализ трёх видов рода *Bidens* по значениям листовых параметров, от которых зависит скорость роста и конкурентоспособность, показал, что *B. frondosa* отличалась от аборигенных *B. tripartita* и *B. radiata* меньшим сухим весом единицы площади листа (*LMA*) (табл.). Ранее также было показано, что инвазионные виды гидрофитов и растений переувлажнённых местообитаний отличаются от аборигенных видов водных и переувлажнённых местообитаний небольшим сухим весом единицы площади листа [Ронжина, 2006; Novick et al., 2012]. При одинаковой доле листьев в биомассе целого растения (*LMR*) (рис. 2) низкий показатель сухого веса единицы площади листа привёл к закономерному увеличению относительной площади листьев на единицу массы растения

(LAR) у *B. frondosa* (рис. 3). Такие изменения морфологии листа (LMA) и размеров листового полога (LAR) должны сопровождаться увеличением относительной скорости роста этого вида.

При одинаковой толщине листовой пластинки у трёх видов рода *Bidens* небольшой сухой вес единицы площади листа у *B. frondosa* стал следствием низкой плотности листа этого вида (табл.). Последнее указывает на более рыхлую структуру листа *B. frondosa* и имеет важное значение для процесса газообмена. Неплотная упаковка клеток внутри листа обеспечивает большую свободную от клеточных контактов поверхность мезофилла [Иванова и др., 2006], через которую осуществляется диффузия газов из межклетников в хлоропласты. Ранее показано, что при увеличении площади хлоропластов, обращённых в межклетники, возрастает проводимость мезофилла для диффузии углекислоты [Kodama et al., 2011] и скорость фотосинтеза [Oguchi et al., 2003]. Таким образом, низкая по сравнению с аборигенными видами рода *Bidens* плотность листа *B. frondosa*, оптимизируя процессы газообмена внутри тканей, может обеспечить этому виду большую скорость чистой ассимиляции углерода (NAR).

Анализ распределения биомассы по органам показал, что распределение сухой массы у трёх видов рода *Bidens* в целом соответствовало растениям с рудеральной стратегией. Как обнаружено ранее для травянистых растений Среднего Урала, виды с рудеральной стратегией характеризуются низкой долей корней и высокой долей стеблей [Пьянков, Иванов, 2000]. Однако если сравнить два вида рода *Bidens*, имевших большую массу одного растения, то важным конкурентным преимуществом *B. frondosa* по сравнению с *B. tripartita* может стать большая доля стеблей в биомассе (рис. 3). Это позволяет обеспечить большие размеры (высоту и диаметр листового полога), необходимые для эффективного перехвата фотосинтетически активной радиации, и одновременно сократить затраты на построение биомассы целого растения, поскольку известно, что конструкционная цена стеблей у травянистых растений меньше, чем энергетическая

стоимость листьев и семян [Poorter, 1994].

В общем, для трёх изученных видов рода *Bidens* характерна одинаковая репродуктивная стратегия, свойственная видам нарушенных местообитаний, которая заключается в образовании большого количества мелких семян [Grime et al., 1988]. Как показали исследования, большое количество корзинок на одном растении не позволило *B. frondosa* полностью компенсировать небольшое количество семян в одной корзинке, в результате чего *B. frondosa* продуцировала меньше семян в расчёте на одно растение, чем аборигенные виды рода *Bidens* (рис. 5). Однако, средняя масса семян *B. frondosa* была больше, чем у *B. tripartita* и *B. radiata*. Образование более крупных семян может быть конкурентным преимуществом при реализации репродуктивной стратегии *B. frondosa*. Известно, что проростки из семян с большей массой лучше выживают при действии неблагоприятных факторов (затенение, засуха, удаление семядолей) на ранних стадиях роста и развития [Westoby, 1998]. Кроме того, проростки из крупных семян более конкурентоспособны, поскольку имеют большие размеры [Jakobsson, Eriksson, 2000]. Для *B. frondosa* также неоднократно отмечено, что проростки этого вида крупнее, чем проростки *B. tripartita* [Васильева, Папченко, 2011; Sendek et al., 2015]. Таким образом, образование семян с большей массой, обеспечивающих проросткам конкурентное преимущество по сравнению с аборигенными видами, должно способствовать закреплению вида-вселенца на новой территории.

Заключение

Долинный тип распространения инвазионной *B. frondosa* на ограниченной территории в верхнем течении р. Исеть указывает на относительно недавнее время заноса этого вида. В то же время, большая встречаемость на довольно длинном участке (около 100 км), а также значения продукционных показателей (размеры и вес растений, масса и количество семян) свидетельствуют об успешной натурализации *B. frondosa* на Среднем Урале.

Большие размеры и биомасса *B. frondosa* доказывают большую конкурентоспособность этого вида по сравнению с аборигенными видами рода *Bidens*. Физиологической основой для высокой конкурентоспособности *B. frondosa* являются особенности структурно-функциональной организации листьев, которые заключаются в их низкой плотности и небольшом сухом весе единицы площади листа. Это способствует оптимизации газообмена внутри листа и позволяет развить большую ассимиляционную поверхность на единицу массы растения, что должно обеспечить этому виду большую скорость роста.

На начальной стадии натурализации *B. frondosa* на Среднем Урале образование более крупных семян по сравнению с аборигенными видами рода *Bidens* может обеспечить конкурентное преимущество этого вида при реализации генеративной стратегии, поскольку способствует выживанию проростков и закреплению вида-вселенца на новой территории произрастания.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность д. б. н. М.С. Князеву (Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург) за консультацию относительно распространения *B. frondosa*.

Литература

- Абрамова Л.М., Нурмиева С.В. К биологии инвазивного вида *Bidens frondosa* L. в Предуралье республики Башкортостан // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3 (1). С. 358–360.
- Атлас Свердловской области / Под ред. В.Г. Капустина, И.Н. Корнева. Екатеринбург: Сократ, 2014. 32 с.
- Васильева Н.В., Папченков В.Г. Механизмы воздействия инвазивной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.
- Виноградова Ю.К., Галкина М.А., Майоров С.Р. Изменчивость таксонов рода *Bidens* L. и проблема гибридизации // Российский журнал биологических инвазий. 2013. № 4. С. 2–16.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: Геос, 2010. 512 с.
- Галкина М.А. Онтогенез череды облиственной (*Bidens frondosa* L.) // В кн.: Онтогенетический атлас растений. / Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. Т. 7. С. 147–150.
- Галкина М.А., Виноградова Ю.К., Шанцер И.А. Биоморфологические особенности и микроэволюция инвазивных видов рода *Bidens* L. // Известия РАН. Серия биологическая. 2015. № 4. С. 382–392.
- Гладунова Н.В., Хапугин А.А., Варгот Е.В. *Bidens frondosa* L. (Asteraceae) в республике Мордовия (Россия) // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 1. С. 41–52.
- Глазкова Е.А. *Bidens frondosa* (Asteraceae) – новый адвентивный вид флоры северо-запада России и история его расселения в Восточной Европе // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 10. С. 1525–1540.
- Горчаковский П.Л., Никонова Н.Н., Фамелис Т.В. Фитоэкологическая карта Свердловской области: Методика составления и система оценки антропогенных воздействий // Проблемы региональной экологии. Екатеринбург, 1995. Сигнал. вып. С. 38–47.
- Иванова Л.А., Петров М.С., Кадушников Р.М. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трёхмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 2. С. 1–10.
- Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 969 с.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.
- Ронжина Д.А. Физиологические аспекты натурализации *Eloдея Canadensis* Michx. // В сб.: Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Материалы III международной научной конференции / Под ред. О.Г. Барановой и А.Н. Пузырёва. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 2006. С. 87–88.
- Рябинина З.Н., Князев М.С. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 758 с.
- Серёгин А.П. Экспансии видов во флору Владимирской области в последнее десятилетие. Второе сообщение // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 101–127.
- Третьякова А.С. Инвазивный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 62–68.
- Третьякова А.С. Закономерности распределения чужеродных растений в антропогенных местообитаниях Свердловской области // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 118–128.
- Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Верхолина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина Н.В., Рябовол С.В., Силантьева М.М., Степанов Н.В., Терёхина Т.А., Чернова О.Д., Шауло Д.Н. Инвазивные и потенциально инвазивные виды Сибири // Бюллетень ГБС РАН. 2014. Вып. 200. № 1. С. 52–62.

- Brändel M. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa* // Flora. 2004. Vol. 199. P. 228–233.
- Danuso F., Zanin G., Sartorato I. A modeling approach for evaluating phenology and adaption of two congeneric weeds (*Bidens frondosa* and *Bidens tripartita*) // Ecological Modelling. 2012. Vol. 243. P. 33–41.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman, 1988. 653 p.
- Gruberová H., Bendová K., Prach K. Seed ecology of alien *Bidens frondosa* in comparison with native species of the genus // Plant invasions: species ecology and ecosystem management / Eds. G. Brundu, J. Brock, I. Camarda, L. Child, M. Wade. Leiden: Backhuys Publishers, 2001. P. 99–104.
- Gruberova H.K., Prach K. Competition between the alien *Bidens frondosa* and its native congener *Bidens tripartita* // Plant invasions: ecological threats and management solutions / Eds. L. Child, J. Brock, G. Brundu, K. Prach, P. Pyšek, P.M. Wade, M. Williamson. Leiden: Backhuys Publishers, 2003. P. 227–235.
- Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P., Thompson K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem // Oikos. 1999. Vol. 85. P. 282–294.
- Hovick S.M., Peterson C.J., Carson W.P. Predicting invasiveness and range size in wetland plants using biological traits: a multivariate experimental approach // Journal of Ecology. 2012. Vol. 100. P. 1373–1382.
- Jakobsson A., Eriksson O. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants // Oikos. 2000. Vol. 88. P. 494–502.
- Kodama N., Cousins A., Tu K.P., Barbour M.M. Spatial variation in photosynthetic CO₂ carbon and oxygen isotope discrimination along leaves of the monocot triticale (*Triticum*×*Secale*) relates to mesophyll conductance and the Péclet effect // Plant, Cell and Environment. 2011. Vol. 34. P. 1548–1562.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriapolus P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Joseffson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilá Zikos A., Roy D.B., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L. Plant physiological ecology. New York: Springer-Verlag, 1998. 540 p.
- Macel M., de Vos R.C.H., Jansen J.J., van der Putten W.H., van Dam N.M. Novel chemistry of invasive plants: exotic species have more unique metabolomic profiles than native congeners // Ecology and Evolution. 2014. Vol. 13. P. 2777–2786.
- Meisner A., de Boer W., Verhoeven K.J.F., Boschker H.T.S., van der Putten W.H. Comparison of nutrient acquisition in exotic plant species and congeneric natives // Journal of Ecology. 2011. Vol. 99. P. 1308–1315.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? // Plant, Cell and Environment. 2003. Vol. 26. P. 505–512.
- Poorter H. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective // A whole plant perspective on carbon-nitrogen interaction / Eds. J. Roy, E. Garnier. The Hague: SPB Academic Publishing, 1994. P. 111–127.
- Poorter H., Van der Werf A. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance? // Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences / Eds. H. Lambers, H. Poorter, M.M.I. Van Vuuren. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. P. 309–336.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? // Biological Invasions / Ed. W. Nentwig. Berlin: Springer-Verlag, 2007. P. 97–125.
- Sendek A., Herz K., Auge H., Hensen I., Klotz S. Performance and responses to competition in two congeneric annual species: does seed heteromorphism matter? // Plant Biology. 2015. Vol. 17. P. 1203–1209.
- Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // Plant and Soil. 1998. Vol. 199. P. 213–227.

DISTRIBUTION, COMPETITIVE ABILITY AND SEED PRODUCTION OF *BIDENS FRONDOSA* L. IN THE MIDDLE URAL (RUSSIA)

© 2016 Ronzhina D.A.

Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg 620144
e-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

The distribution, plant size and biomass allocation, leaf traits and seed production of the invasive in the Middle Urals plant *Bidens frondosa* L. were studied. This species was found in the riverside disturbed habitats at the site with a length of about 100 km (from Aramil' to Kamensk-Uralsky) in the upper stream of the Iset' River. Comparative analysis showed that *B. frondosa* plant height was 35% greater than that of native species of genus *Bidens*. Dry mass of the *B. frondosa* plant exceeded biomass of *B. tripartita* and *B. radiata* in 1.5 and 4.9 times, respectively. Large size and biomass prove more competitive ability of *B. frondosa* compared with native species of genus *Bidens*. At the same leaf thickness in three species studied, lesser leaf density (LD) of *B. frondosa* caused lower (1.2 times) leaf mass per area (LMA) compared to *B. tripartita* and *B. radiata*. These structural features of *B. frondosa* leaves contributed to an optimization of gas exchange processes inside leaf and allowed to develop greater assimilation surface area per unit plant weight (LAR), which should provide high growth rate of the species. Analysis of seed production has shown that the number of capitulum per plant increases, but the number of achenes per capitulum and plant decreases in the row *B. radiata* – *B. tripartita* – *B. frondosa*. *B. frondosa* achene mass was more than that of *B. tripartita* and *B. radiata* in 1.6 times and 2.3 times, respectively. On the whole, a frequent occurrence of *B. frondosa* within a long section (about 100 km) in the upper stream of the Iset' River, as well as the values of production parameters (size and weight of plants, mass and number of seeds) indicate a successful naturalization of this species in the Middle Urals.

Key words: plant invasion, *Bidens frondosa*, *Bidens tripartita*, competition, biomass allocation, plant height, leaf traits, seed mass.