

ОНТОГЕНЕЗ КАРАНТИННЫХ ИНВАЗИОННЫХ СОРНЯКОВ *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. И *A. TRIFIDA* L. (ASTERACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2019 Петрова С.Е.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва 119991, Россия;
e-mail: petrovasveta@list.ru

Поступила в редакцию 13.12.2018. После доработки 15.07.2019. Принята к публикации 21.08.2019

Получены данные о строении проростков, ювенильных, имматурных, виргинильных и генеративных особей инвазионных видов *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* и сроках перехода в разные возрастные состояния в условиях севера Московской области, что может способствовать распознаванию растений на разных этапах развития и своевременному принятию мер по борьбе с ними. Показано, что оба вида обладают высокой всхожестью, однако темпы развития и морфогенез их различаются, что сказывается на сроках цветения и созревания плодов. *A. artemisiifolia* в Подмоскowie не успевает полностью сформировать плоды и зрелые способные к прорастанию семена, в то время как *A. trifida* в этих условиях завязывает полноценные плоды и семена, обладающие высокой всхожестью. Основным переносчиком плодов изученных видов из южных областей в северном направлении долгое время являлись железные дороги. Распространение семян связано также с колесным транспортом, перевозкой и обработкой зерновых. Сделано предположение, что потенциально *A. trifida* может оказаться весьма опасным для северо-восточных регионов Средней России инвазионным видом, способным занимать значительные территории в нарушенных и естественных природных сообществах и образовывать устойчивые самовозобновляющиеся популяции. Продвижение на север *A. artemisiifolia* более проблематично, однако, учитывая широкий адаптационный потенциал вида, включающий сокращение цикла развития, образование сверххранных и женских форм, можно заключить, что его натурализация в северо-восточных областях России также возможна.

Ключевые слова: инвазионные виды, *Ambrosia artemisiifolia*, *Ambrosia trifida*, онтогенез, Москва, Московская область.

Введение

Изучение инвазионных видов является весьма актуальным для решения проблем устойчивого развития регионов, в особенности это касается карантинных видов, к которым на территории европейской части нашей страны в первую очередь относятся представители североамериканского рода *Ambrosia*. Уже в середине прошлого века на территории России *A. artemisiifolia* начала занимать прочные позиции в нарушенных сообществах южных регионов, сейчас массовая натурализация вида стала настоящим бедствием для Ставропольского края, Ростовской и Волгоградской областей. Пыльца

A. artemisiifolia – сильный аллерген, из-за чего около 40% населения указанных регионов в периоды её цветения страдают поллинозами и фактически оказываются в нетрудоспособном состоянии [Чёрная книга..., 2009]. В связи с этим достаточно давно ведется активный поиск методов борьбы с видом и его искоренения из растительных сообществ [Васильев, 1958; Черкашин, 1984, Ковалёв и др., 1989; и др.]. Значительно менее изучены [Хвалина, 1965], однако не менее опасны для здоровья человека, ещё два вида – *A. trifida* и *A. psilostachya*, подробное исследование которых началось в России относительно недавно [Есина, 2009].

Границы вторичных ареалов рассматриваемых видов тесно связаны с биологическими особенностями растений. Так, *A. artemisiifolia* и *A. trifida* – длительно вегетирующие однолетники с циклом развития около 150–180 дней, *A. psilostachya* многолетник, все три вида являются растениями короткого дня [Allard, 1945]. Н.А. Allard [1945] было показано, что длинный день стимулирует развитие мужской репродуктивной сферы, а очень короткий день – женской. Так что длинные дни на начальной стадии цветения благоприятствуют развитию тычиночных цветков, а сокращение длины дня способствует формированию пестичных цветков, в связи с этим поздно зацветающие особи и самые молодые боковые ветви у рано зацветших растений содержат большее число женских цветков. Как показано в эксперименте по изучению экологии семян *Ambrosia* разных биотипов, оптимальная температура, необходимая для прорастания семян после стратификации при низкой температуре, должна быть высокой 25 °C [Dinelli et al., 2013]. Указанные особенности позволяют видам произрастать и самовозобновляться только в определённых климатических условиях, которым соответствуют многие южные области нашей страны, продвижение на север ограничено, однако в последнее время происходит всё более эффективно.

Мониторинг процесса расширения вторичного ареала карантинных видов амброзии, а также изучение особенностей онтогенеза растений в различных географических точках этого ареала необходимы с целью установления времени, путей и скорости инвазий, а также вскрытия тех механизмов, которые способствуют экспансии видов в северо-восточные области России [Петрова, 2012].

В данной работе проведён подробный анализ распространения и индивидуального развития двух видов – *A. artemisiifolia* L. и *A. trifida*, в условиях стратегически важного региона, Московской обл.

Материал и методика

Распространение *Ambrosia artemisiifolia* L. и *A. trifida* L. на территории Средней России

анализировали по сборам, представленным в гербариях Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW) и Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), особое внимание уделено находкам из Москвы и Московской обл.

Для изучения онтогенеза семена *A. artemisiifolia* и *A. trifida*, собранные в 2014 г. в городе Стерлитамаке (Башкирия) и предоставленные с. н. с. кафедры высших растений биологического факультета МГУ С.Р. Майоровым, были высеяны под зиму в открытый грунт в 2014 г. на экспериментальном участке в Сергиево-Посадском районе Московской обл., в 5.5 км к востоку от посёлка Бужаниново. Наблюдение за развитием растений в 2015 г. длилось с начала прорастания и до отмирания большинства особей, при этом отмечали даты перехода из одного возрастного состояния в другое, разновозрастные особи выкапывали, описывали, фотографировали и фиксировали в 75%-м этаноле. В каждой возрастной группе было исследовано не менее 5 особей. К концу вегетационного сезона с растений были собраны семянки, покрытые одревесневшей обёрткой, и затем посеяны под зиму 2015 г. в ящики с почвой, чтобы проследить и определить в дальнейшем их способность к прорастанию.

С целью более подробного морфологического анализа зафиксированные разновозрастные растения изучали также в лабораторных условиях с использованием бинокля МБС–1, уточняя детали строения и выделяя критерии основных возрастных состояний растений. Периодизацию большого жизненного цикла проводили по методике, предложенной Т.А. Работновым [1950] с учётом некоторых последующих уточнений и дополнений [Онтогенетический атлас..., 2000].

Результаты

Распространение в Москве и Московской области

В Москве и Московской обл. – регионе, где нами были изучены особенности развития растений, известны нижеследующие места сборов.

Ambrosia artemisiifolia

Москва (рис. 1), в районе метро «Щербаковская» (ныне «Алексеевская»), Алексеевское, сорные места в посадках тополей, несколько десятков экземпляров в разной стадии развития, 26.06.1977, и сильно захламлинные места вдоль заборов, недалеко от Ярославского рынка, 04.09.1977, а также небольшой щебнистый пустырь, на углу Новоалексеевской и Староалексеевской улиц, один экземпляр, 08.08.1981, Макаров В.В. (МНА); Кунцевский р-н, на газоне по ул. Истринская, 01.10.1980 (MW), 3.10.1981 и 14.10.1981, (МНА), Игнатов М.С.; северо-восток, между улицами П. Корчагина и Ярославской, в расщелине асфальта у дома, один экземпляр, 24.08.1981, Макаров В.В.

(МНА); вдоль ограды у Ярославского рынка, 08.08.1981, Макаров В.В. (МНА); по полотну ж/д у станции Канатчиково, 20.10.1982, Игнатов М.С. (МНА); Владыкино, по полотну ж/д и на мусорной куче, в районе между кинотеатром «Рига», оградой главного бот. сада и окружной ж/д, 14.09.1984, Макаров В.В. (МНА); Дегунино, Октябрьская ж/д, близ платформы «Моссельмаш», 13.10.1987, Игнатов М.С., Макаров В. (МНА); Курская ж/д, около станции Люблино, в районе Люблинских прудов, на насыпи ж/д, колония, 13.10.1987, Люблинская ул., в районе Ждановского рынка, свалка на пустыре между улицей и Курской ж/д (среди *Helianthus annuus*), колония, 13.10.1987 и сортировочная станция Люблино

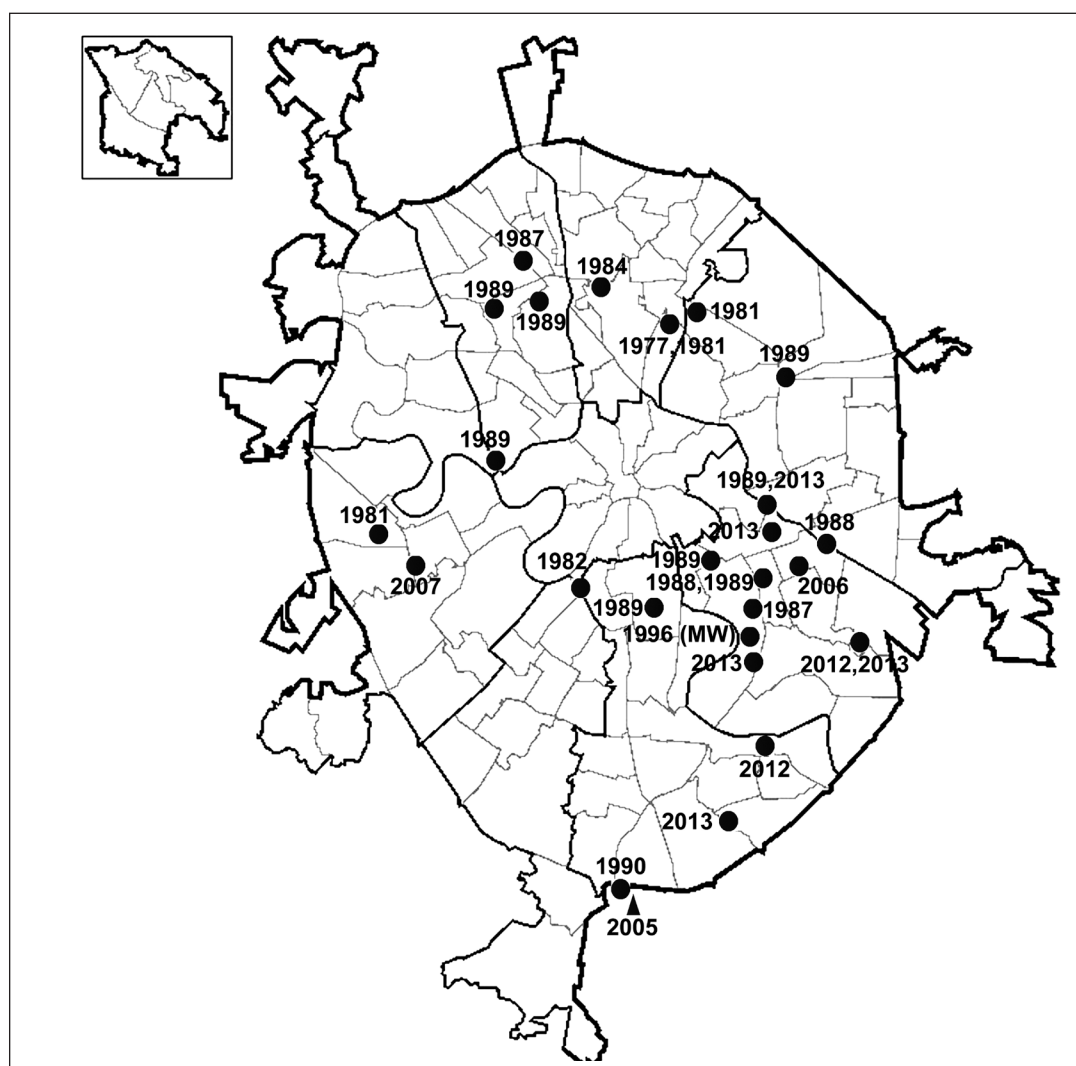


Рис. 1. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* на территории Москвы (в её старых границах), по результатам изучения гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), находки из гербария Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, не дублированные в МНА, отмечены на карте с пометкой (MW). Условные обозначения: ● – *A. artemisiifolia*; ▲ – *A. trifida*.

(около платформы Депо), по полотну ж/д, N55°40.52'; E37°43.92', 27.08.2013, Бочкин В.Д. (МВ, МНА), а также близ ж/д станции Люблино, на каменистом пустыре, 05.10.1996, Сухоруков А. (МВ); Казанская ж/д, в 700 м от платформы Плющево (в сторону от Москвы), вдоль ж/д полотна, 05.10.1988, Бочкин В.Д. (МНА); Курская ж/д, в 980 м от станции Текстильщики (в сторону от Москвы), луговина по склону насыпи ж/д перед эстакадой (возле Люблинских прудов), 17.10.1988, Бочкин В.Д. (МНА); Москва, Курская ж/д, у платформы Текстильщики, вдоль полотна, у края перрона, 02.10.1989 и 21.09.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, в 300 м от сортировочной станции Кожухово, в сторону станции Угрешская, вдоль ж/д полотна, 22.09.1989, и вдоль полотна станции Кожухово, несколько растений, 22.09.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, сортировочная станция Угрешская, вдоль полотна, колония, 22.09.1989, Бочкин В.Д. (МНА); ветка от платформы Тестовская Белорусской ж/д в сторону сортировочной станции Москва-Смоленская (к Москве), в районе слияния с ж/д веткой от сортировочной станции Пресня Малой окружной ж/д, вдоль полотна, в массе, высотой свыше 1.5 м, 07.11.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, в 200 м от сортировочной станции Лихоборы, в сторону сортировочной станции Владыкино, вдоль ж/д полотна, 17.10.1989 и 07.11.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, сортировочная станция Андроновка, вдоль полотна, рассеянно, 05.11.1989 и в 400 м от сортировочной станции Андроновка (от пересечения с Казанской ж/д) к сортировочной станции Лефортово, треугольник, образованный тремя ж/д ветками, пустырь площадью 2 га, северо-восточная часть пустыря, рассеянно, N55°44.893'; E37°44.341', 27.09.2013, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, сортировочная станция Черкизово, вдоль полотна, рассеянно, 06.11.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Малая окружная ж/д, вдоль полотна станции Братцево, 17.10.1989 и 07.11.1989, Бочкин В.Д. (МНА); Курская ж/д, 300 м от платформы Битца к платформе Красный Строитель, по ж/д полотну, колония, 09.09.1990, Бочкин В.Д. (МНА);

ул. Новослободская, на балконе жилого дома, 11.10.1998, Г.И. Пешкова (МНА); Текстильщики, в цветнике института «Росгипролес», один очень крупный экземпляр, 25.09.2006, Румянцев Т.А. (МНА); запад, ул. Инициативная возле д. 8 (около Аминьевского шоссе), возле подъезда дома, одно растение, 26.09.2007, Бочкин В.Д. (МНА); парк по левому берегу р. Городни, чуть ниже станции метро «Борисово», на газоне, несколько экземпляров высотой до полуметра, 26.08.2012, Насимович Ю.А., Теплов К.Ю. (МНА); парк Кузьминки-Люблино, квадрат 10, возле пересечения со Ставропольской ул., на сорном месте, много, N55°41.06'; E37°47.001', 09.08.2012 (МВ, МНА), и луг вдоль Ставропольской ул. (напротив входа в Люблинское кладбище), газон второго года над газопроводом высокого давления, N55°40.89'; E37°47.29', 11.09.2013, (МНА), Бочкин В.Д.; северное Орехово-Борисово, Шипиловский проезд близ д. 22, газон у обочины дороги, один экземпляр, N55.6184990°; E37.6941810°, 23.09.2008, 11.09.2013, Теплов К.Ю. (МНА); юго-восток, Горьковская ж/д, середина платформы Карачарово, на сорном месте, одно растение, 27.09.2013, Бочкин В.Д. (МНА).

Московская область (рис. 2), Коломенский р-н, на ж/д путях станции Голутвин, 04.09.1974, Октябрева Н., Чичёв А. (МВ); Подольский р-н, 1 км к деревне Папино, обочина Старокалужского шоссе, единично, 08.09.1991, Бочкин В.Д. (МНА); Красногорский р-н, посёлок Петрово-Дальнее, возле остановки автобуса, одно растение, 12.09.2003, Бочкин В.Д. (МНА); Мытищинский р-н, 92 км МКАД, рынок «Садовод» на Тайнинке, на пустыре, колония, 15.10.2004, Бочкин В.Д. (МНА); Одинцовский р-н, посёлок Матвейково, строительный рынок, несколько растений, 04.10.2003, Бочкин В.Д. (МНА); Одинцовский р-н, посёлок Немчиново, 3-я Запрудная ул., придорожная луговина, одно растение, N55°43.36'; E37°22.32', 23.09.2008, Бочкин В.Д. (МНА); Егорьевский р-н, городской лесопарк г. Егорьевска (Жукова Гора, примыкает к Егорьевску с юга), на правом берегу р. Гуслицы чуть выше устья Князевского ручья и одновременно на юго-западном берегу

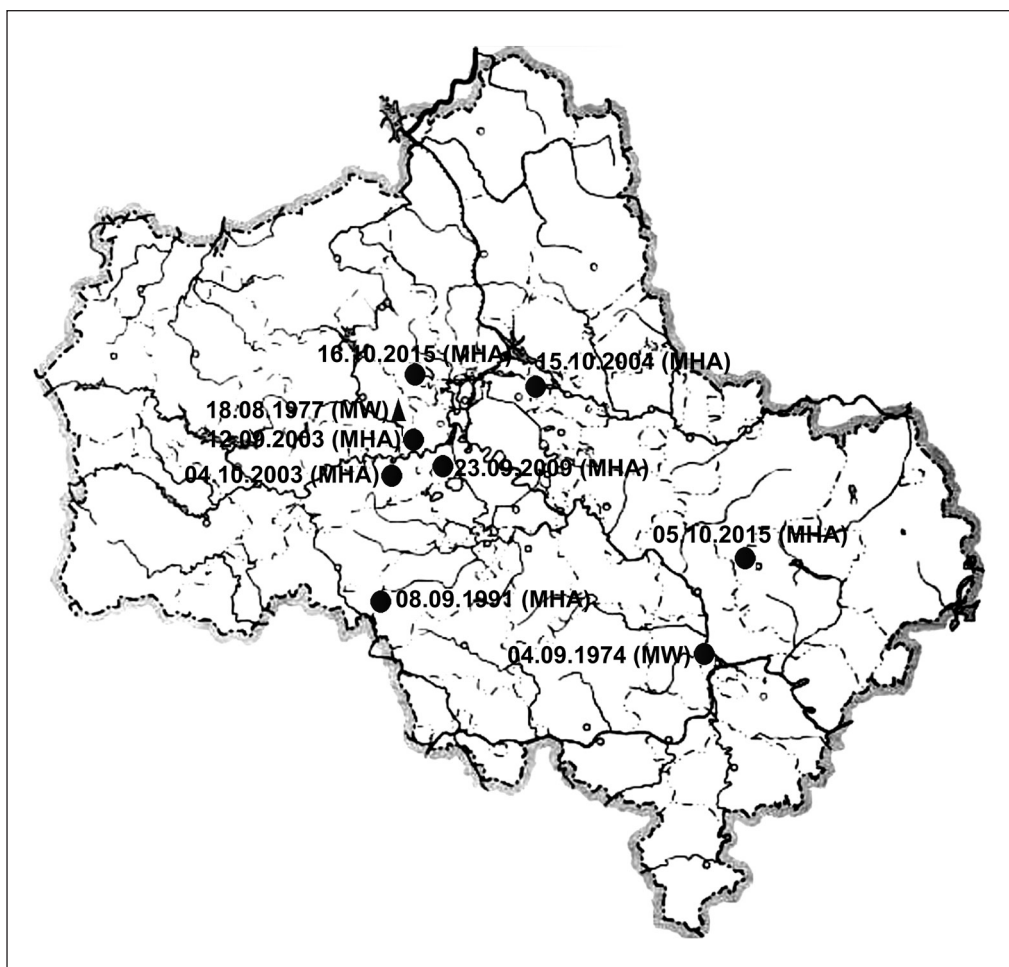


Рис. 2. Распространение *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* на территории Московской области. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

затопленного карьера, на низкотравном вытоптанном лугу близ тропы, небольшая локальная популяция на площадке $1 \times 0.5 \text{ м}^2$, 05.10.2015, Насимович Ю.А. (МНА); Солнечногорский р-н, около Новых Химок, коттеджный посёлок «Золотые купола», сорное на участке № 277, несколько растений, $N55^{\circ}55.5'$; $E37^{\circ}19.17'$, 16.10.2015, Бочкин В.Д. (МНА).

Ambrosia trifida

Москва (рис. 1), юг, пустырь у внешней стороны МКАД близ опушки березняка справа от станции Битца Курской ж/д, 24.09.2005, Куваев В. (MW, МНА).

Московская обл. (рис. 2), Красногорский р-н, между станцией Дедовск и платформой Малиновка, на ж/д насыпи, 18.08.1977, Чичёв А. (MW).

Онтогенез

Ambrosia artemisiifolia

Виргинильный период. Проростки (рис. 3А). Прорастание надземное гипокотиллярное. Гипокотиль выносит две ассимилирующие семядоли на поверхность. Пластинки семядолей голые, около 4–5 мм длиной и 2 мм шириной, яйцевидно-округлые, цельнокрайние, зелёные, несколько мясистые, так что боковые жилки с поверхности не выделяются. Черешки голые, широкие, короткие, около 0.3–0.5 мм длиной. Гипокотиль у полностью развитого проростка может достигать 0.8–1 см в длину и 0.1 см в диаметре, верхняя его часть обычно располагается над землёй и имеет розовато-фиолетовую окраску. Главный корень белого цвета, до 8 см длиной, при основании около 0.1 см в ди-

аметре, ниже – более тонкий. Боковые корни только 1-го порядка, длинные, белые, наибольшее их число развивается на корневой шейке.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 16 мая. В популяции наблюдалась значительная временная поливариантность в появлении проростков.

Ювенильные растения (рис. 3Б). В ювенильную фазу развития растения переходят при появлении первых настоящих листьев. Листья супротивные, пластинки их опушённые, около 7 мм длиной и 5 мм шириной, продолговатоовальные или яйцевидные, по краям крупно перистонадрезанные (обычно имеют два сегмента), нижние сегменты отставлены, так что пластинка приобретает тройчатую структуру; жилкование перисто-сетчатое, вер-

хушка заострённая, основание клиновидное, переходящее в короткий около 5 мм длиной черешок. Семядоли к этому времени достигают окончательных размеров, пластинки их 7 мм длиной и 5 мм шириной; черешок около 2 мм длиной. Вслед за первой появляется вторая пара ювенильных листьев. Побег к этому времени высотой до 2 см., с отчётливо выраженным эпикотилем и первым настоящим междоузлием. У второй пары ювенильных листьев пластинка 1.2 см длиной и шириной, простоперистая с двумя боковыми сегментами; черешок достигает 7 мм в длину. При появлении третьей-четвёртой пары листьев переходного типа растение вступает в иматурный период развития. Главный корень ювенильных особей около 5–7 см длиной, интенсивно ветвится до

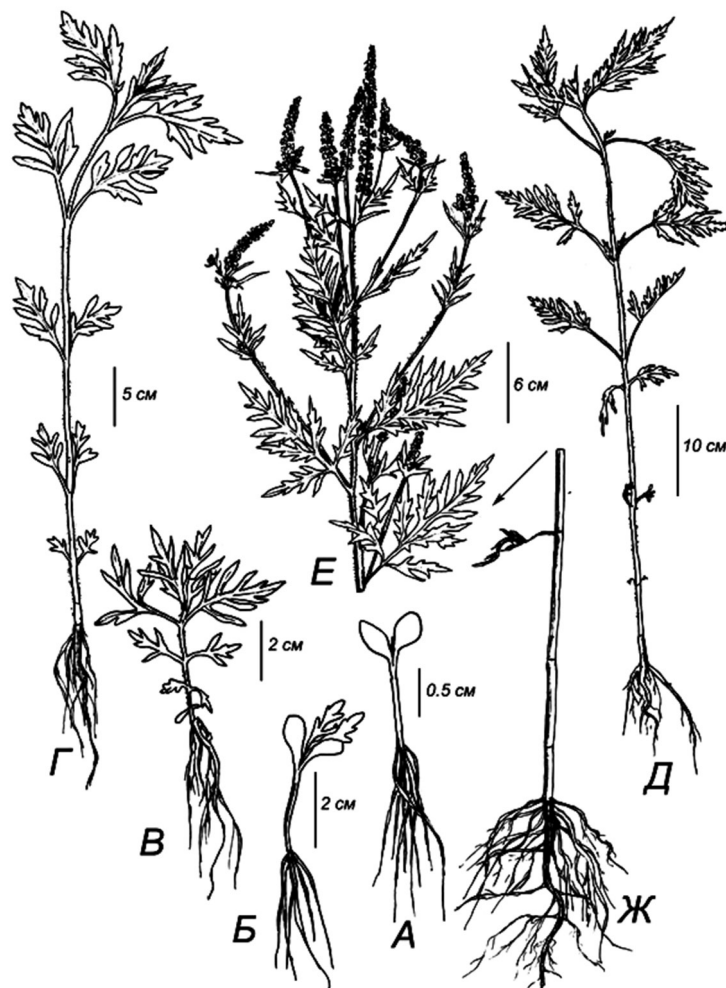


Рис. 3. *Ambrosia artemisiifolia*: А – проросток, Б – ювенильное растение, В – иматурное растение на раннем этапе развития, Г – растение в конце иматурного этапа, Д – виргинильное, или взрослое вегетативное, растение, Е – генеративное растение в области соцветия, Ж – нижняя часть генеративного растения.

1-го порядка. Наиболее длинные корни до 6 см располагаются на корневой шейке.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 25 мая. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в ювенильную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Имматурные растения (рис. 3В, Г). Для имматурных растений характерно появление более сложно расчленённых листьев с 3–4 боковыми сегментами, нижние из которых становятся надрезанными, что характерно уже для третьей-четвёртой пары (рис. 3В). Семядоли при переходе в это возрастное состояние отмирают. Скорость роста побега и вытягивания междоузлий значительно возрастает. К середине имматурной фазы развития побег явно удлиненный, высотой до 40 см, с густо опушёнными междоузлиями и 5–7 парами супротивных листьев, нижние из которых ювенильного типа (рис. 3Г). Третья пара листьев переходного типа, с опушённой, 3 см длиной и 2.5 см шириной, простоперистой пластинкой из 3 пар боковых сегментов, нижние из которых надрезаны. Пластинки верхних листьев опушённые, перисторасчещённые, с 4–6 парами сегментов, нижние из которых перистонадрезанные. Черешки равны половине длины пластинки. Главный корень коричневый, ветвится до 2-го порядка. Один из боковых корней на корневой шейке может достигать по мощности развития главный корень и перерастать его в длину.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 20 июня. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в имматурную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Виргинильные растения (рис. 3Д). В эту фазу развития у растений разворачиваются очерёдно расположенные листья, так что смена филлотаксиса с супротивного на спиральное может быть критерием перехода из одного возрастного состояния в другое. По своей структуре эти листья приближаются к дефинитивным. Листовые пластинки опушённые, 8.5 см длиной и 6 см шириной, в общем очертании продолговатоовальные или яйцевидные,

дважды перисторасчещённые, с 6–8 боковыми сегментами 1-го порядка, нижние из которых также перистонадрезанные. Жилкование перисто-сетчатое. Черешки 4–4.5 см длиной. Нижние две-три пары супротивных листьев начинают засыхать. Побег удлиненный, около 45 см длиной, обычно к концу данной фазы имеет до 9–13 междоузлий. В этом возрастном состоянии из почек верхних листьев начинают реализоваться боковые побеги, которые пока и сами достигают только вегетативной фазы развития. Главный корень около 7 см длиной, ветвится до 2-го порядка. Наиболее длинные корни располагаются близ корневой шейки, многие из них залегают горизонтально в приповерхностном слое почвы. Все корни коричневого цвета, покрыты пробкой. Граница между виргинильной фазой развития и последующей – генеративной морфологически нечёткая, так как при внешнем вегетативном облике на апексе побега может начинаться закладка флоральных структур.

В этой фазе развития большая часть особей находилась в июле и к 1 августа. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в виргинильную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Генеративный период (рис. 3Е, Ж). Переход в период репродукции начинается с появления на апексе побега первых цветковых примордиев. По мере дальнейшего развития происходит постепенное формирование соцветий, однако, в нашей популяции даже к 20 сентября многие растения находились ещё в самом начале этого этапа. Как и у большинства растений, у *Ambrosia artemisiifolia* в этом периоде можно выделить фазу бутонизации (к 10–15 сентября), цветения (до конца октября) и плодоношения с этапом незрелых и полностью сформированных плодов.

С флоральной дифференциацией совпадает и начало активного пазушного ветвления. Побег удлиненный, в среднем 78–105 см высотой, щетинисто опушённый, ветвление его мезотонное, редко бази-мезотонное, на полностью развитом генеративном побеге наиболее длинные – срединные боковые ветви.

Степень разветвлённости зависит от условий произрастания, нередко боковые ветви образуются, начиная с 3–4-го узла. До терминального соцветия формируется 16 метамеров. Начиная с 7-го метамера, листорасположение обычно меняется на очерёдное или смешанное. Листовые пластинки срединных листьев опушённые, 9–11 см длиной и 8–10 см шириной, дважды перисторассечённые с 5–6 боковыми сегментами 1-го порядка, нижние из которых перистораздельные; черешки около 2.5 см длиной. Самые нижние метамеры безлистные, так как на них листья отмирают на предыдущих этапах развития.

A. artemisiifolia – растение однодомное, имеет однополые, пестичные и тычиночные цветки, расположенные на одной особи. Каждый полностью развитый цветonoсный боковой побег, или паракладий, включает при основании женскую зону из нескольких узлов с некрупными (по сравнению с листьями главной оси) перистыми кроющими вегетативными листьями и женскими цветками, и терминальную мужскую, состоящую из длинной кисти без кроющих листьев. В промежуточной зоне между собранием мужских и женских цветков у самых развитых паракладиев может находиться зона ветвления, где из пазух кроющих листьев выходят боковые побеги, или паракладии, 2-го порядка, имеющие структуру, аналогичную материнской флоральной оси. Главная ось разветвлённого побега обычно заканчивается самой развитой и длинной кистью только из мужских репродуктивных структур, при основании без женской зоны.

Женские и мужские цветки сгруппированы в однополые парциальные соцветия (элементарные флоральные единицы). Женские парциальные соцветия – одноцветковые корзинки. Последние собраны в более сложные группы, устроенные по типу сложного дихазия, в котором по центру располагается первая корзинка с самым зрелым цветком, по бокам от нее в пазухах простых яйцевидных прицветников – по одноцветковой корзинке 2-го порядка, по бокам от которых находятся супротивные прицветники с самыми молодыми пазушными корзинками 3-го порядка. Такие сложные

дихазии располагаются в пазухе кроющего листа материнской оси. Иногда имеется как бы мутовка из трёх боковых дихазиев вокруг главной корзинки, в некоторых случаях имеется не одна, а две центральных корзинки. По-видимому, в более успешных южных популяциях собрание женских корзинок может быть ещё более сложным. Женский цветок голый, заключён в длинную 3–5 мм, яйцевидную, на верхушке суженую в носик обёртку, в средней части по окружности с 5–8 несколько мясистыми зубцами, в нижней части с редким щетинистым опушением. Завязь округлая, переходящая в столбик, который делится на два длинных рыльца. При созревании плодов обёртка твердеет.

Мужское парциальное соцветие – многоцветковая (из 5–25 цветков) корзинка 2.5–4.5 мм в диаметре, окружённая цельной, по краю слегка крупно зубчатой, с редким, мелким щетинистым опушением, обёрткой. Наиболее зрелые цветки находятся на периферии корзинки, а самые молодые – в центре. Мужские корзинки собраны на верхушке цветonoсных осей в длинную колосовидную кисть, они сидят на коротких ножках, при основании которых нет кроющих листьев. Мужские цветки диаметром 2–5 мм, состоят из трубки венчика, на конце пятизубчатой, и заключённых внутри 5 тычинок с крупными пыльниками. Над пыльниками нависают, покрывая их словно козырьком, яйцевидно заострённые плоские надсвязники. Имеется также сильно редуцированная завязь, переходящая в толстый, короткий или равный по длине трубке венчика, на конце бахромчатый столбик.

Главный корень генеративного растения короткий, коричневатый, ветвится до 3-го порядка; боковые корни длинные, нередко перерастают главный и активно ветвятся. В литературе имеются данные, что корень может проникать в глубину на 4 м [Чёрная книга..., 2009].

Заключительная стадия генеративного периода – плодоношение, наступает в конце октября – ноябре, в Московской обл. многие особи перейти в неё не успели, вероятнее всего из-за рано наступивших в 2015 г. холодов. В некоторых женских корзинках начали форми-

роваться плоды (соплодия), однако полного созревания к концу вегетационного сезона они не достигли, то есть так и не перешли в фазу зрелости. Собранные в ноябре с наиболее полноценных особей плоды оказались невсхожими. К ноябрю большинство листьев срединной формации засохли, с наступлением настоящих холодов стебли начали пригибаться к земле, а с началом зимы растения полностью отмерли.

Ambrosia trifida

Виргинильный период. Проростки (рис. 4А). Прорастание надземное гипокотиллярное. Гипокотиль выносит две ассимилирующие семядоли довольно высоко над поверхностью почвы. Семядоли с короткими черешками. Пластинки их голые, около 8 мм длиной и 6 мм

шириной, яйцевидно-округлые, цельнокрайние, иногда со слегка выемчатой верхушкой, интенсивно зелёные, несколько мясистые, так что боковые жилки с поверхности не выделяются. Черешки 1.5–3 мм длиной и около 1 мм шириной. Гипокотиль у полностью развитого проростка может достигать 1–2 см в длину и около 1–1.5 мм в диаметре, верхняя его часть обычно располагается над землёй и имеет розовато-фиолетовую антоциановую окраску, нижняя подземная часть беловатая. Главный корень белого цвета, около 3–4 см длиной, при основании до 1 мм в диаметре, ниже – резко утончается до 0.5 мм. Обычно в это время начинают появляться первые боковые корни, наибольшее их число закладывается на корневой шейке.

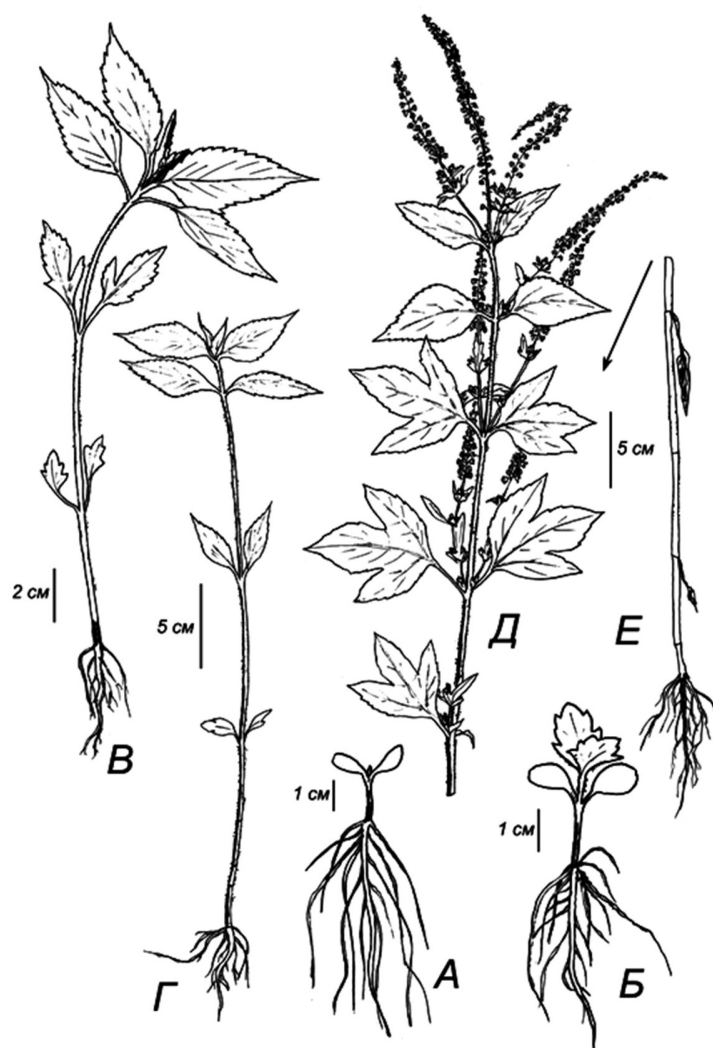


Рис. 4. *Ambrosia trifida*: А – проросток, Б – ювенильное растение, В – имматурное растение, Г – виргинильное, или взрослое вегетативное, растение, Д – генеративное растение в области соцветия, Е – нижняя часть генеративного растения.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 1–10 мая. В популяции наблюдалась значительная поливариантность в сроках появления проростков.

Ювенильные растения (рис. 4Б). Первые настоящие листья супротивные, располагаются на отчётливо выраженном опушённом эпикотиле. Высота побега к концу этапа 3–3.5 см. Пластинки опушённые, 1.7–2 мм длиной и 1.2–1.5 см шириной, овальной формы, по краям с двух-трёхзубчатыми надрезами, нижние из которых несколько отставлены, с закруглённой цельной верхушкой и клиновидным основанием, переходящим в короткий черешок, около 6–10 мм длиной. Жилкование перисто-сетчатое, боковые жилки слабо видны. На данном этапе развития своих окончательных размеров достигают семядоли; пластинка их около 1.2 см длиной и 1 см шириной, черешок – до 7 мм длиной. Главный корень довольно интенсивно ветвится. Преобладают боковые корни 1-го порядка, близ апекса у некоторых из них начинают формироваться корни 2-го порядка. Наибольшее число, до 15 боковых корней, располагается на корневой шейке, они могут достигать длины в 8–15 см. К концу этого возрастного состояния развивается ещё одна пара настоящих листьев. Последние имеют тройчатораздельную при основании листьев пластинку, около 3.8 см длиной и 2.3 см шириной, с более отставленной и длинной проксимальной лопастью; по краю они зубчатые, с острой верхушкой и клиновидным основанием, переходящим в черешок около 1.5 см длиной.

В этой фазе развития большая часть особей находилась к 16 мая. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в ювенильную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Имматурные растения (рис. 4В). В данном возрастном состоянии появляются листья дефинитивного типа, как правило, это третья пара настоящих листьев. Они опушённые, имеют продолговатоовальную или широколанцетную, по краю зубчато-двоякозубчатую, с перисто-сетчатым жилкованием, с острой верхушкой и клиновидным основанием, 6.5

см длиной и 2.5 см шириной пластинку и недлинный около 1.3 см черешок. Семядоли отмирают и к середине имматурного состояния не видны. На данном этапе онтогенеза побег сильно вытягивается в длину, особенно это заметно у растений в сильно загущенной популяции. Все междоузлия побега опушённые беловатыми волосками, удлинённые, к концу периода обычно в числе 4. В пазухах всех листьев закладываются почки.

В эту фазу особи переходят к 1 июля. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в имматурную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Виргинильные растения (рис. 4Г). В эту фазу развития растения обычно имеют 4–5 верхних пар живых супротивных листьев, из которых нижние пожелтевшие, начинающие отмирать, и 3 нижних безлистных узла с отмершими ювенильными листьями и семядолями. Листовые пластинки верхних листьев опушённые, 5–5.5 см длиной, продолговатоовальные или широколанцетные, по краю крупнозубчатые, с перисто-сетчатым жилкованием, с острой верхушкой и клиновидным основанием, переходящим в короткий 0.8–1 см длиной черешок. В изученной популяции наблюдалась вариация по строению листьев, в частности, у некоторых особей на 7–8-м метамере развивались тройчатолопастные листья. Побег удлинённый, около 32 см длиной. Главный корень 12 см длиной, у корневой шейки имеет ступовидный перегиб. Ветвление до 2-го порядка, наиболее длинные корни располагаются близ корневой шейки. Все корни коричневого цвета, покрыты пробкой.

В этой фазе развития большая часть особей находилась в июле. В популяции наблюдалась значительная поливариантность по срокам перехода в виргинильную фазу развития, что связано с разными сроками прорастания.

Генеративный период (рис. 4Д, Е). Переход в фазу репродукции начинается с появления на апексе побега первых цветковых примордиев. Как и у предыдущего вида, у *Ambrosia trifida* в этом периоде можно выделить фазу закладки соцветий (большинство к 1 августа), цветения

(большинство к 7 августа, длительный этап, зависит от числа паракладий) и плодоношения с этапом незрелых (начало сентября) и полностью сформированных (к 20 сентября и до конца октября) плодов.

С флоральной дифференциацией совпадает начало активного пазушного ветвления. Побег удлинённый, редко щетинисто опушённый, около 47 см длиной, к концу периода при основании одревесневающий. Главный корень 9–15 см длиной, коричневый, ветвится до 2-го порядка, в области корневой шейки одревесневает.

На самой ранней стадии генеративного развития растение имеет до 4 пар нормально развитых верхних супротивных листьев, причём нижние из них обычно жёлтые засыхающие, базальные метамеры безлистные, так как на них листья отмирают на предыдущих этапах развития. В пазухах двух-трёх средних пар листьев отчётливо видны боковые побеги с 2–3 неразвитыми метамерами. В пазухах самых верхних листьев, приближённых в терминальному соцветию, начинают закладываться боковые побеги с соцветиями. Пластинки таких листьев продолговатоовальные, сверху редко, а снизу более густо щетинисто опушённые, около 11 см длиной и 4–4.5 см шириной, по краю зубчато-двоякозубчатые, с перисто-сетчатым жилкованием, острой оттянутой верхушкой и клиновидным основанием, переходящим в 1.5–2 см длиной черешок, в верхней части слабкрылатый за счёт низбегающей маргинальной части пластинки. В изученной нами искусственной популяции изредка наблюдались вариации по строению листьев, то же подтверждает изучение гербарных образцов: нередко дефинитивные листья становятся трёхлопастными с весьма крупными отставленными боковыми лопастями.

По мере дальнейшего развития происходит полная дифференциация цветков в терминальном соцветии и вытягивание метамеров, а также заложение флоральных примордиев на боковых побегах (паракладиях). Сформированный побег высотой около 116 см, до терминального соцветия на нём имеется 8 метамеров, все листья супротивные, среди них

живые – только 4 верхних пары. Ветвление побега мезотонное, на полностью развитом генеративном побеге наиболее длинные срединные паракладии имеют 3–4 пары листьев срединной формации до верхушечной кисти, в пазухах которых также развиваются соцветия. Наиболее короткие из боковых паракладиев, раньше других закладывающиеся соцветия и не имеющие крупных развитых листьев, – те, что прилежат к терминальной кисти. В изученной популяции изменения в морфогенезе побега происходили следующим образом. Ко 2 августа мы наблюдали особи в самой ранней фазе генеративного периода, у которых только начали развиваться конусовидные мужские соцветия: терминальное (всего 1–2 см длиной) и пара нижележащих (7 мм длиной). К 16 августа многие особи имели длинную полностью развитую мужскую терминальную кисть с корзинками, в которых краевые цветки были отпылившими, а центральные – в фазе бутонів, а также с единственным полностью развитым паракладием, как с мужской, так и с женской репродуктивной сферой; остальные боковые соцветия находились в зачаточном состоянии, большинство только с женскими корзинками.

A. trifida, также, как и *A. artemisiifolia*, – растение однодомное, имеет однополые, пестичные и тычиночные цветки, расположенные на одной особи. Репродуктивная сфера устроена сходным образом с тем, что наблюдается у предыдущего вида. Женские и мужские цветки сгруппированы в однополые парциальные соцветия. Женское парциальное соцветие – одноцветковая корзинка, 2.5–5.5 мм длиной и 1–3 мм шириной, иногда в ней можно обнаружить второй недоразвитый цветок. Корзинки агрегированы в более сложные комплексы дихазального типа, расположенные в пазухе кроющего листа главной оси. По морфологии кроющие листья корзинок отличаются от нижележащих срединных, они имеют более узкую пластинку меньших размеров. В таких комплексах центральные цветки закладываются и развиваются первыми, боковые цветки при основании имеют парные прицветники. Женский цветок голый,

одет яйцевидной обёрткой, оттянутой сверху в бахромчатый на ранних стадиях развития носик, по периметру в средней части с 6–8 зубцами. Завязь овальная, к низу суженная, около 1.5 мм длиной, переходит в короткий столбик, разделяющийся на два длинных рыльца. Мужское парциальное соцветие – многоцветковая корзинка, 4–4.5 мм в диаметре, окружённая чашевидной, по краям с широкими зубцами, с 5 жилками, снаружи щетинисто опушённой, оберткой. Наиболее зрелые цветки находятся снаружи, по краям корзинки, а самые молодые – в центре. Мужские корзинки собраны на верхушке цветоносных осей в длинную кисть, без кроющих листьев при основании ножек корзиночек. Мужские цветки актиноморфные, состоят из расширяющейся к верхушке, по краю правильно пятизубчатой трубки венчика и 5 тычинок с прирастающими в основании к трубке венчика нитями и крупными пыльниками, покрытыми сверху надсвязниками. Имеется также сильно редуцированная завязь, переходящая в толстый, короткий или равный по длине трубке венчика столбик.

Заключительная стадия генеративного периода – плодоношение. К этому времени многие листья срединной формации засыхают. Также отмирают и отваливаются мужские корзинки, часто от них на удлинённой оси кисти остаются только ножки корзиночек. В женской репродуктивной сфере формируются плоды. Плод – семянка обратнойяйцевидной формы, заключённая в одревесневшую, целиком её обрастающую обёртку около 9–11 мм длиной (по сути является соплодием). На верхушке обёртки ясно выражен шипик (носик), по краям имеется 4–8 менее развитых шипиков, от которых вниз к основанию идут выпуклые рёбра; в зрелом состоянии семянки плотно срастаются с обёрткой и трудно от неё отделяются. В изученных нами искусственных популяциях многие особи успешно перешли в фазу полного созревания плодов. Эта стадия у ряда выборочных особей наступила к 20-м числам сентября. Семянки успели полностью сформироваться до наступления заморозков, и в дальнейшем после посева их под зиму в ящики с почвой, дать на следующий год друж-

ные всходы. С наступлением холодов растения в изученной популяции начали засыхать, побеги их склонились к земле и с началом зимы отмерли.

Обсуждение

В результате изучения онтогенеза двух карантинных инвазионных видов амброзии – *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* были охарактеризованы разновозрастные особи и выделены критерии основных возрастных состояний. В виргинильном периоде развития описаны проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные особи, в генеративном периоде растения рассмотрены в фазу бутонизации, полного цветения и плодоношения. Полученные данные могут способствовать распознаванию видов на разных этапах развития и своевременному принятию мер по их ликвидации. Показано, что и *A. artemisiifolia*, и *A. trifida* хорошо прорастают после высева свежесобранных семян в почву под зиму и нормально развиваются в условиях севера Московской обл. Однако темпы развития и морфогенез двух видов различаются, что сказывается на сроках цветения и созревания плодов. Несмотря на то, что оба растения являются длительно вегетирующими однолетниками с позднелетним цветением и осенним завязыванием плодов, *A. artemisiifolia* отличается большим числом метамеров и листьев на побеге, а также большей интенсивностью ветвления и в целом более длительным временем развития от прорастания до плодоношения по сравнению с более скороспелой *A. trifida*. В результате чего *A. artemisiifolia* не успевает сформировать полноценные плоды, так что собранные осенью семена не способны прорасти в условиях Московской обл., в то время как *A. trifida* в этом регионе формирует полноценные плоды и семена, обладающие высокой всхожестью. В целом, в нашем эксперименте длительность виргинильного периода у *A. artemisiifolia* составила около 120–140 дней, у *A. trifida* – около 90 дней, генеративного периода у *A. artemisiifolia* – более 90 дней, у *A. trifida* – около 80 дней. На юге страны, в условиях Адыгеи сроки прематурного состо-

яния у *A. artemisiifolia* приблизительно такие же, при том, что прорастание начинается на месяц раньше (в апреле), а генеративный период длится несколько меньше – около 60 дней, при этом растения успевают сформировать полностью зрелые семянки [Васильев, 1959]. В условиях Новочеркасского р-на Ростовской обл. всходы *A. artemisiifolia* появляются с конца апреля до июля; основная масса всходов (до 75%) приходится, так же как и в нашем случае, на вторую половину мая; цветение наступает во второй половине июля и продолжается до октября, а плодоношение – с августа до ноября и позже [Безрученко, Чукарин, 1956]. В Приморском Крае продолжительность всего вегетационного сезона у *A. artemisiifolia* около 150 дней [Москаленко, 2001]. В Канаде до 90% всходов появляется к середине июня, цветение начинается к 7 августа, а зрелые семена появляются в конце августа – начале сентября [Bassett, Crompton, 1975], то есть значительно раньше, чем в Московской обл. I.J. Bassett и C.W. Crompton [1975] показали, что в Канаде *A. artemisiifolia* адаптирована к разным длинам дня, при этом более северные растения зацветают раньше и имеют более короткий вегетативный период. Проростки *A. trifida* в Канаде появляются в марте, в апреле или раннем мае, цветение начинается с середины июля и длится до позднего августа или раннего сентября [Bassett, Crompton, 1982], так же, как и в условиях Московской обл.

Анализ литературы и гербарных сборов показывает, что в наиболее полно флористически изученной Владимирской обл., где находки *A. artemisiifolia* довольно обычны, вид в природе не удерживается, а новые находки связаны с повторным попаданием семян из южных регионов [Серёгин, 2012]. Здесь, так же, как и в нашем исследовании в Подмоскowie, вид оказывается не способен к самовозобновлению из-за поздних сроков цветения (сентябрь-октябрь), так что плоды не успевают вызреть в результате наступления холодов [Серёгин, 2010]. Вероятно, такая ситуация должна наблюдаться во всех регионах выше 50–55° с. ш. (за пределами потенциального ареала [Абрамова, 1997]). При изучении гербария нами, однако, был отмечен

интересный экземпляр из Рязанской обл. (г. Касимов): это низкорослая особь (всего с 7 парами листьев), находящаяся в полном цвету уже в начале августа (в то время как другие особи из того же региона были ещё на стадии бутонов или вегетации). Неоднократно упоминания и о наличии сверххранных форм из более южных районов. В частности, Д.С. Васильев обнаружил такие формы в Краснодарском крае: созревание семян у них начиналось в первой декаде августа. Не менее опасны, чем сверххранная форма, чисто женские экземпляры, формирующие только пестичные цветки. У таких экземпляров, по данным Д.С. Васильева, могут образовываться целые грозди семян, а продуктивность достигать 150 тыс. семян с растения, тогда как обычные формы образуют от 1 до 25 тыс. семян [Васильев, 1959], а в наименее благоприятных условиях – от 5–13 до 96–118 штук [Марьюшкина, 1986]. Из этого следует, что сокращение сроков развития, уменьшение вегетативной массы, более ранняя репродукция, а также образование чисто женских особей потенциально могут являться механизмом закрепления вида в высоких широтах. Ещё одной важной особенностью *A. artemisiifolia*, открывающей возможные перспективы натурализации, является способность её семян переходить в состояние вторичного биологического покоя, который, по некоторым данным, может составлять от 5–14 до 40 лет [Марьюшкина, 1986]. В Москве о возможности вызревания семян и наличии семенного банка вида косвенно свидетельствуют повторные находки, сделанные в одном и том же районе (В.Д. Бочкин, г. Москва, Курская ж.д., недалеко от платформы Текстильщики, 1987, 1988, 1989, МНА) и сборы экземпляров со зрелыми плодами (В.Д. Бочкин, г. Москва, окружная ж.д., ветка от платформы Тестовская, 07.11.1989 г., МНА). Анализ гербарных сборов указывает на то, что основным переносчиком плодов *A. artemisiifolia* из южных областей долгое время являлись железные дороги. Однако в последние годы из-за массового применения гербицидов амброзия на железных дорогах стала редка [Чёрная книга..., 2009; Майоров и др., 2012].

Распространение семян *A. trifida* в северные области Средней России, судя по гербарным образцам, связано не только с железной дорогой, но преимущественно с колёсным транспортом и перевозкой и обработкой зерновых. Наиболее полные и регулярные сборы, сделанные во Владимирской обл., указывают на возможность ежегодного семенного самовозобновления и формирования устойчивых, расширяющихся популяций [Серёгин, 2010]. Это связано с более ранними сроками цветения (июль-август) и успешным вызреванием плодов, что было выявлено нами и в эксперименте с растениями в Московской обл. Анализ свежих сборов из Пензенской обл. (А.П. Сухоруковым, 2010 г., MW) говорит о том, что вид может образовывать массовые скопления, легко проникая во вторичные растительные группировки, возникающие на месте лугов, а также в пойменные сообщества. Мониторинг за распространением *A. trifida* в республике Башкортостан показал [Абрамова, 1997], что в течение 10 лет после первой инвазии вид натурализовался в рудеральных сообществах и продолжал активно расширять свой ареал. Во многих случаях *A. trifida* здесь занимала первый ярус и вытесняла аборигенные виды в нижний, при этом заросли её могли достигать 1.5–2 м в высоту, растения образовывали огромное количество семян, что способствовало дальнейшему распространению вида и завоеванию всё новых пространств. В результате доминирование *A. trifida* в некоторых юго-западных регионах Башкирии привело к образованию так называемых дериватных сообществ, то есть сообществ, в которых на фоне обычной флористической комбинации доминируют нетипичные виды [Абрамова, 1997].

Заключение

Исходя из полученных нами результатов, а также литературных данных, можно предположить, что, несмотря на редкость находок *A. trifida* в Москве и Подмосковье, потенциально вид может оказаться весьма опасным для этих стратегически важных регионов инвазионным

растением, способным в случае массового занесения диаспор занять значительные территории в нарушенных и естественных природных сообществах и образовать устойчивые самовозобновляющиеся популяции, аналогичные тем, что наблюдаются у *A. artemisiifolia* в южных областях [Абрамова, 1997; Чёрная книга..., 2009]. Продвижение на север *A. artemisiifolia* более проблематично, однако, учитывая широкий адаптационный потенциал вида, включающий сокращение цикла развития, образование сверхранных и женских форм и др. [Васильев, 1958; Абрамова, 1997; Leiblein-Wild, Tackenberg, 2014], можно предположить, что его натурализация в Московской обл. и ряде других северо-восточных регионов также возможна. В связи с этим необходим мониторинг очагов интродукции, численности, направлений распространения и модификационной изменчивости обоих видов.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность старшему научному сотруднику кафедры высших растений биологического факультета МГУ С.Р. Майорову за предоставление семенного материала, а также сотрудникам ЦКП «Гербарий ГБС РАН» и Гербария МГУ им. Сырейщикова.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития», номер ЦИТИС: АААА-А16-116021660045-2.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых животных организмов в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Абрамова Л.М. *Ambrosia artemisiifolia* и *A. trifida* (Asteraceae) на юго-западе республики Башкортостан // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 66–73.
- Безрученко Н.З., Чукарин Н.Н. Об амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) (о всхожести сорняка и мерах борьбы) // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 5. С. 712–713.
- Васильев Д.С. Амброзия полыннолистная и меры борьбы с ней. Краснодар, 1958. 84 с.
- Васильев Д.С. Некоторые данные о биологии *Ambrosia artemisiifolia* L. // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 6. С. 843–846.
- Есина А.Г. *Ambrosia trifida* L. в Предуралье Республики Башкортостан: распространение, эколого-фитоценологическая и популяционная характеристика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2009. С. 200–211.
- Ковалёв О.В., Сивушкова В.Х., Якутина М.А. Влияние амброзиевого листоеда на динамику растительности на залежах // Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. Л., 1989.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербачков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во научных изд. КМК, 2012. 412 с.
- Марьюшкина В.Я. Амброзия полыннолистная и основы борьбы с ней. Киев: Наукова Думка, 1986. 120 с.
- Москаленко Г.П. Карантинные сорные растения России. 2001. 278 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГу, 2000. Т. 2. 267 с.
- Петрова С.Е. Эколого-географический анализ *Ambrosia artemisiifolia* L., *A. trifida* L. и *A. psilostachya* DC. (Asteraceae) в северо-восточных регионах Средней России (по результатам изучения гербарных фондов МВ и МНА) // В сб.: Естествознание в регионах: проблемы, поиски, решения: Мат. междунар. науч. конф. «Регионы в условиях неустойчивого развития» (Кострома – Шарья, 1–3 ноября 2012 г.). Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова, 2012. Т. 1. С. 214–218.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Серёгин А.П. Очаги амброзии трёхраздельной во Владимирской области // Защита и карантин растений, 2010.
- Серёгин А.П. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула: Гриф и К, 2012. 620 с.
- Хвалина Н.Н. *Ambrosia psilostachya* DC в Саратовской области // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 4. С. 532–534.
- Черкашин В.Н. Акклиматизация полосатого амброзиевого листоеда (*Zygogramma suturalis* Fabr. Coleoptera, Chrysomeliidae) в Ставропольском крае и возможность использования его в борьбе с амброзией полыннолистной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 1984.
- Чёрная книга флоры Средней России / Ю.К. Виноградова, С.Р. Майоров, Л.В. Хорун. М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Allard H.A. Flowering behavior and natural distribution of the eastern ragweeds (*Ambrosia*) as affected by length of day // Ecology. 1945. Vol. 26. No. 4. P. 387–394.
- Bassett I.J., Crompton C.W. The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. // Can. J. Plant Sci. 1975. Vol. 55. Is. 2. P. 463–476.
- Bassett I.J., Crompton C.W. The biology of Canadian weeds. 55. *Ambrosia trifida* L. // Can. J. Plant Sci. 1982. Vol. 62. P. 1003–1010.
- Dinelli G., Marotti I., Catizone P., Bosi S., Tanveer A., Abbas R. N., Pavlovic D. Germination ecology of *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Ambrosia trifida* L. biotypes suspected of glyphosate resistance // Cent. Eur. J. Biol. 2013. Vol. 8. No. 3. P. 286–296.
- Leiblein-Wild M.C., Tackenberg O. Phenotypic variation of 38 European *Ambrosia artemisiifolia* populations measured in a common garden experiment // Biol. Invasions. 2014. Vol. 16. P. 2003–2015.

DEVELOPMENT OF INVASIVE WEEDS *AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. AND *A. TRIFIDA* L. (ASTERACEAE) IN MOSCOW REGION

© 2019 Petrova S.E.

M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia;
e-mail: petrovasveta@list.ru

New data on the structure of seedlings, juvenile, immature, virginal and generative individuals of invasive species *Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida*, and the time of their transition to different age stages in Moscow and Moscow region were obtained. These data can help in recognition of plants at different stages of their ontogenesis in nature and in their timely control. It has been shown that both species have a high germination rate; however, the pace of development differs, which affects the time of flowering and fruit ripening. For *A. artemisiifolia*, the duration of growing season in Moscow and the region is not enough to form mature seeds, while *A. trifida* in these conditions sets high-grade fruits and seeds with high germination capacity. The main propagation path of *A. artemisiifolia* fruits from the southern regions to the north is the railways. *A. trifida* seed's drift is mainly associated with wheeled transport, transportation and processing of grain. It has been suggested that *A. trifida* can potentially be rather dangerous plant for the north-eastern regions of Central Russia as an invasive species that in a case of massive introduction of diaspores can occupy large areas in disturbed and natural communities and form stable self-renewing populations. The northward movement of *A. artemisiifolia* is more problematic. However, in consideration of wide adaptive potential of the species including the shortening of development cycle, the formation of early maturing and female forms, it can be concluded that naturalization of the species in the north-eastern regions of Russia is also possible.

Keywords: invasive species, *Ambrosia artemisiifolia*, *Ambrosia trifida*, ontogenesis, Moscow, Moscow region.