

РАССЕЛЕНИЕ *ERIGERON ANNUUS* (L.) PERS. – АНАЛИЗ ПРИЧИН РЕПРОДУКТИВНОГО УСПЕХА

© 2020 Кудрявцева Е.И.^{а, *}, Виноградова Ю.Кир.^а, Витинг К.Б.^а,
Козырева А.М.^а, Нефедова А.Д.^а, Петраш Е.Г.^а, Стукалов А.С.^а,
Шейнова А.Д.^а, Решетникова Н.М.^{б, **}

^а ГБОУ Школа № 179, Москва 125009; Россия

^б Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва 127276; Россия

e-mail: *elena.kudr@gmail.com; ** n.m.reshet@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.10.2019. После доработки 19.02.2020. Принята к публикации 09.05.2020.

В статье обсуждаются причины широкого распространения *Erigeron annuus* в Средней России: особенности его биологии (местообитания, семенная продуктивность, распространение семян) и способность к аллелопатическому влиянию. В опытах использованы следующие показатели для оценки влияния *Erigeron annuus* на другие виды: всхожесть семян, скорость развития, длина подсемядольного колена. Обнаружено, что семена *Erigeron annuus* оказывают ингибирующее влияние на развитие проростков у ряда видов (*Trifolium pratense*, *Raphanus sativus* и *Avena sativa*). Большинство экспериментов, уточняющих влияние *Erigeron annuus*, выполнено на *T. pratense*.

Ключевые слова: *Erigeron annuus*, чужеродные растения, инвазионные растения, развитие семян, аллелопатическое влияние.

Введение

Число инвазионных видов растений растёт в связи с глобализацией современного мира. Нередко чужеродные растения вступают в конкурентные взаимоотношения с местными видами и становятся причиной обеднения биоразнообразия растительных сообществ. Один из возможных механизмов успешного внедрения объясняется аллелопатическими взаимодействиями, когда чужеродное растение тем или иным способом выделяет вещества, которые подавляют или, наоборот, активируют жизнедеятельность растений в локальном фитоценозе. Внедрение чужеродного растения по этому механизму описывает Гипотеза Нового Оружия [Callaway and Ridenour, 2004; Prabhat, 2015; Chen et al., 2017]. Фитотоксическое влияние инвазионных видов было убедительно показано в целом ряде работ [Ni et al., 2012; Novak et al., 2018]. Это влияние может быть вызвано различными химическими веществами и не всегда одинаково негативно сказывается на всех растениях в сообществе [Marinas et al., 2019; Matouskova, 2019; Thiebaut et al., 2019]. Оно может быть связано с разными частями

инвазионного растения [Jurova et al., 2019]. Фитотоксический эффект может проявляться по-разному: влиять на число проросших видов, замедлять развитие или влиять на скорость роста проростков.

В настоящей работе мы показали наличие аллелопатических свойств у семян инвазионного *Erigeron annuus* (L.) Pers. Показано, что его семена распространяются большими группами и оказывают негативное влияние на развитие и скорость роста проростков некоторых двудольных и однодольных растений.

Объект исследования

Объект исследования – *Erigeron annuus* (L.) Pers. (*Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort., *P. septentrionale* (Fern. et Wieg.) Tzvel., *Stenactis annua* (L.) Cass.), семейство Asteraceae. Его первичный ареал – восточные территории Северной Америки (США и южная Канада). Интродуцирован в Западную Европу в XVIII в. [Edwards et al., 2006] и распространяется как инвазионное чужеродное растение. *E. annuus*, или мелколепестник однолетний, – триплоидный вид, в большинстве случаев размножающийся апомиктически [Stratton, 1991].

Полиморфный вид, в тенистых местах растение имеет синеватый или фиолетовый оттенок краевых язычковых цветков и городчатый край листа, а на открытых сухих местах – белые краевые язычковые цветки и почти цельнокрайные листья. Растения с белыми цветками в Восточной Европе первоначально относили к близкому диплоидному *Erigeron strigosus* Muhl. ex Willd. [Цвелёв, 2000], но позднее было показано [Виноградова и др., 2010], что они представляют собой лишь формы *E. annuus*. Нами в переходных местообитаниях (на окраинах полей, на обочинах лесных дорог) собраны формы с различными комбинациями «диагностических» признаков: с бледно-фиолетовыми цветками и при этом цельнокрайными листьями, а также с белыми цветками и при этом с городчатыми листьями (МНА – гербарий Главного ботанического сада РАН).

Erigeron annuus является проблемой для Европы уже более двух сотен лет. Он постепенно движется с запада на восток, захватывая всё новые территории. Генетическое разнообразие его популяций в Европе довольно подробно изучено. Несмотря на преобладание апомиксиса, его популяции довольно гетерогенны (в том числе и по фенотипу), что указывает на то, что половое размножение тоже изредка встречается. Однако при продвижении на восток это разнообразие снижается, и один из клонов часто становится доминирующим, это было показано в Литве [Tunaitiene et al., 2014].

Механизм успешного внедрения данного вида в аборигенные сообщества остаётся непонятным. Этот вид однолетний и имеет типичную стратегию эксплерентного рудерального растения – заселяет нарушенные местообитания и должен был бы впоследствии вытесняться аборигенными многолетниками. Однако его численность не снижается при восстановлении растительного покрова и восстановлении нарушенных местообитаний. Заросли *E. annuus* по многу лет сохраняются на «захваченных» им территориях в Европе – Швейцарии [Becker et al., 2005], Литве [Tunaitiene et al., 2014] и на Дальнем Востоке – в Китае [Liu et al., 2008].

Данные о расселении мелколепестника, полученные в Калужской области

В Средней России *E. annuus* впервые зарегистрирован в 1902 г. [Виноградова и др., 2010], а на территории Калужской обл. вид впервые был собран в 1962 г. За 50 лет он широко расселился по всей территории области и освоил различные местообитания. В настоящее время стал наиболее часто встречающимся чужеродным видом региона. Это показано при анализе материалов 2010–2015 гг., собранных на охраняемых или предложенных к охране территориях по всей Калужской обл. Во время полевых работ были составлены полные списки сосудистых растений каждого участка. Всего в анализ включено 267 **ненарушенных** участков территории в разных административных районах. *E. annuus* отмечен на 153 из них, другие чужеродные виды встречаются значительно реже. Расселившийся ранее в XVII в. американский *E. canadensis* L. отмечен на 89 участках, а аборигенный *E. acris* L. – всего на 79. Чаще всего *E. annuus* встречается на открытых местообитаниях: на пойменных лугах, на открытых луговых склонах в долинах рек, на суходольных лугах, на песчаных пустошах, в поймах рек и вне их, был отмечен (но встречался реже и в меньшем числе) на отмелях и прирусловых валах, в тенистых широколиственных лесах, в сосняках. Пока не зарегистрирован только на болотах, в черноольшаниках и сероольшаниках. Частота встреч вида на антропогенных местообитаниях ещё выше.

Необычность внедрения мелколепестника однолетнего в естественные сообщества обращает на себя внимание при сравнении его с близкородственными видами. *E. acris* растёт рассеянно на песках, в сообществах с разреженным травяным покровом, а *E. canadensis* – преимущественно по рудеральным местообитаниям и отмелям, но быстро выпадает при зарастании местообитаний аборигенными видами. Наши наблюдения в Калужской обл. также подтверждают, что *E. annuus* образует обширные заросли на залежах и лугах и не вытесняется местными луговыми растениями.

По нашим наблюдениям в 2015 г., сделанным вместе с Р. Емельяновым и М. Плыкиной,

семена *E. annuus* разносятся не только ветром (анемохорно), как было указано в литературе [Edwards et al., 2006; Виноградова и др., 2010], но также могут цепляться к шерсти зверей. Это позволяет растению распространяться вдоль троп, используемых животными (особенно у кабаньих троп), и появляться под пологом естественных лесов, на лесных полянах, где нет ветра. Например, на территории заповедника «Калужские засеки», где вообще отсутствует антропогенная нагрузка, вид впервые отмечен в 1980-х гг. [Шовкун, Яницкая, 1999] на обочинах дорог, где, по-видимому, встречался изредка. В настоящее время (в 2014–2016 гг.) отмечен нами на 30 из 45 маршрутов по всей территории заповедника и его охранной зоны. Встречается не только по обочинам дорог, но и на полянах, лугах, по склонам, по поймам рек, на спущенных прудах, единично в елово-широколиственном и широколиственном лесах и на опушках лесов разного состава. Очевидно, что семена вида могут также разноситься и цепляясь к одежде людей.

Если анализировать и антропогенные местообитания, то наиболее характерными для этого вида в настоящее время являются залежи, где он аспектирует, причём в течение многих лет. На севере Калужской обл., в Юхновском районе в окрестностях г. Юхнова у д. Городец этот вид наблюдается нами по крайней мере 9 лет. Интересно, что на этих залежах не происходит зарастания листовными породами и сосной, что наблюдается в других местах региона, где мелколепестник менее обилён.

Изучение аллелопатической активности *Erigeron annuus*

В ряде работ репродуктивный успех *E. annuus* пытаются объяснить его аллелопатической активностью. Однако данные об этом противоречивы. С одной стороны, из него выделен ряд химических веществ, подавляющих развитие некоторых растений. В работе 1980 г. из нескольких видов *Erigeron* (в том числе и *E. annuus*) были выделены производные С10-полиацетилена cis-LE, которые подавляли рост других растений [Kobayashi et al., 1980]. Сделано предположение, что это

и есть аллелопатические вещества. Сложное органическое вещество AC1NST7L выделили из цветков *E. annuus*, и оно тоже продемонстрировало аллелопатические свойства, подавляя прорастание семян салата [Oh et al., 2002]. В работе Д. Шарфи с коллегами [Scharfy et al., 2011] было показано, что *E. annuus*, как и ряд других инвазионных растений, выделяет больше аллелопатических веществ, чем аборигенные виды.

Однако в масштабных полевых исследованиях в северной Швейцарии [Del Fabbro et al., 2014] *E. annuus* аллелопатического влияния через почву не показал. Почву собирали в областях, давно им заросших, и в соседних схожих участках, где он отсутствовал. Далее часть собранной почвы обработали активированным углем (он должен был абсорбировать выделенные растениями в почву вещества), а часть оставили как есть. Полученные образцы почв использовали для проращивания семян целого спектра растений, как местных сообществ, так и полученных из банка семян. Специфического эффекта почвы, на которой прежде рос мелколепестник однолетний, на прорастание семян обнаружено не было.

Возможно, отрицательный результат был получен потому, что учитывалось именно прорастание семян, а не их развитие (см. наши результаты).

В более ранней работе изучалось влияние водного экстракта *E. annuus* на развитие корневых волосков *Lactuca sativa* L. и *Raphanus raphanistroides* Nakai [Park et al., 2011], и выявлен его чёткий ингибирующий эффект. Причём в случае *L. sativa* этот эффект был более выраженным, что говорит о специфическом влиянии каких-то компонентов экстракта. В работе Р. Балисевик с коллегами [Balicevic et al., 2016] был выявлен ингибирующий эффект экстракта сухих листьев и стеблей *E. annuus* на прорастание и развитие семян *L. sativa*. В данном исследовании учитывались длина проростков и корней, вес растений. Сходными свойствами обладал и экстракт *E. canadensis*. В экспериментах по совместному выращиванию *E. annuus* с *Artemisia indica* Willd. и *Ipomoea batatas* (L.) Lam. было показано, что *E. annuus* оказывается более успешным в межвидовой конку-

ренции с этими растениями [Cai et al., 2017]. Их биомасса снижалась в случае, когда они развивались вместе с *E. annuus*, а биомасса его самого – нет. Интересно, что если *E. annuus* был высажен плотной группой, то его подавляющий эффект на *A. indica* и *Ipomoea batatas* оказывался более сильным по сравнению с вариантом эксперимента, при котором растения были посажены на расстоянии друг от друга. Это указывает на возможность усиления специфического влияния со стороны *E. annuus* в группе.

В одной из последних работ, выполненных в Литве [Tunaitiene et al., 2017], показано, что свойства экстрактов *E. annuus* из разных местообитаний различаются. Изучено влияние его экстракта из стабильных и нарушенных биотопов на прорастание и развитие *Sinapis alba* L. (учитывались длины проростков и корней). Обнаружено, что экстракты из мелколепестника, растущего на нарушенных местообитаниях, более ядовиты для других растений, нежели экстракты из особой стабильных местообитаний. Причём это коррелирует с более высокой генетической гетерогенностью *E. annuus* в стабильных биотопах по сравнению с тем же в нарушенных местообитаниях, где в основном распространяется один клон.

Постановка задачи. Семенная продуктивность *Erigeron annuus*

Нами экспериментально проверена гипотеза о том, что *E. annuus* обладает аллелопатическими свойствами, которые позволяют ему успешно удерживаться в биоценозе. Соб-

ственно, идея эта не нова. Но, в отличие от предыдущих исследований, мы решили проверить аллелопатические свойства его семян. Как уже отмечалось, *E. annuus* – апомикт. Он производит огромное количество семян, поскольку имеет более продолжительный период цветения и сроки вегетации, чем другие известные у нас виды этого рода. В Средней России начинает цвести в конце июня и заканчивает в октябре. Все это время созревают новые и новые порции семян. Часто на одном растении соседствуют плодоносящие корзинки, цветки и бутоны одновременно. У чужеродного *E. canadensis* и аборигенного *E. acris* цветение и плодоношение всех корзинок на одном растении происходит быстрее и практически одновременно для всех цветков.

Очевидно, что только незначительная часть семян даёт начало новым растениям. Однако все эти семена оказываются в почве. Механизм осыпания семян у *E. annuus* таков, что они легко облетают вместе с ещё не полностью засохшим околоцветником целой «пачкой», прицепляясь друг к другу (рис. 1 а). Мы предположили, что высокая концентрация семян мелколепестника в одном месте может подавлять прорастание других растений в сообществе и тем самым способствовать закреплению в нём данного вида.

Материалы и методы

Мы использовали следующие показатели для оценки влияния *E. annuus* на другие виды: всхожесть семян, скорость развития проростков, длина подсемядольного колена.

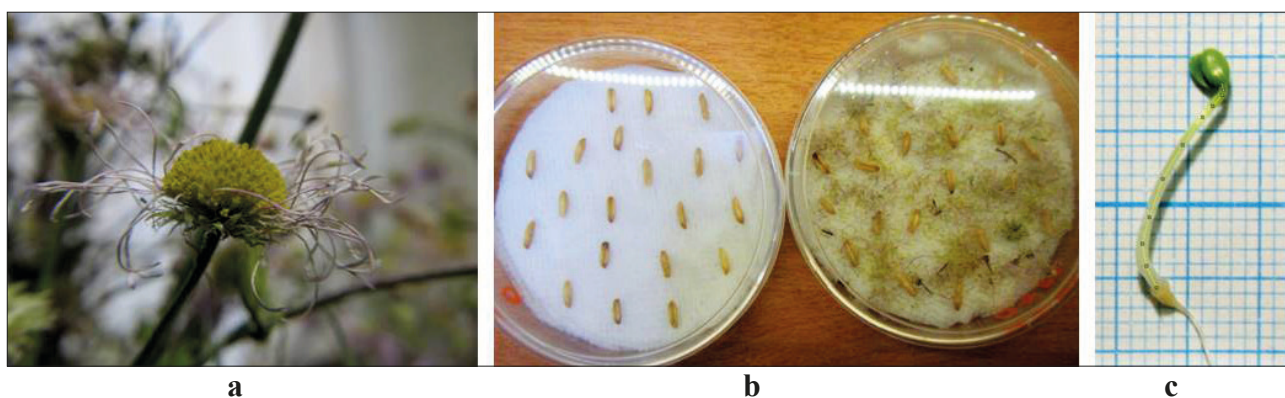


Рис. 1. а – засыхающее соцветие *Erigeron annuus*, готовое к распространению семян; б – Контроль (чашка с семенами *Avena sativa*) и Опыт (чашка с семенами *Avena sativa* и семенами *Erigeron annuus*); в – измерение длины подсемядольного колена *Trifolium pratense* в программе ImageJ.

Семена помещались в чашки Петри или пластиковые контейнеры, на дне которых находилось несколько слоёв влажных салфеток. На контейнер приходилось 18 семян реагирующего растения. Семена влияющего растения добавлялись в избытке. Они покрывали 60–70% поверхности влажной салфетки (рис. 1 б).

Влияющим растением в наших опытах были собранные в природе семена *E. annuus* (Московская обл., Серпуховской р-н, поле в пойме р. Ока). Контрольными влияющими растениями были *Aster salignus* Willd., собранная в Московской обл. (как и *E. annuus*, относится к семейству Asteraceae, также чужеродное для России растение, хотя и менее агрессивное), а также злаковая газонная смесь («газон»). Газонная смесь содержала в себе: *Festuca pratensis* Huds., *Lolium perenne* L., *Lolium multiflorum* Lam., *Poa pratensis* L.

В качестве реагирующих растений выбраны представители разных семейств, хорошо прорастающие при культивировании *in vitro*. Мы использовали коммерческие (а не собранные в природе) семена *Trifolium pratense* L., *Raphanus sativus* L., *Avena sativa* L., *Festuca glacialis* (Miégev ex Hack.) K. Richt. У этих семян первичный корешок наблюдался на

1–2-й день, и к 4–5-му дню проростки имели хорошо развитые семядоли и подсемядольное колено. Также очень быстро прорастали и развивались семена злакового газона. У семян *E. annuus* и *A. salignus*, напротив, первичный корешок был виден только на 5–6-й день. Обычно опыт длился 5–6 дней.

В экспериментах с семенами мы использовали несколько характеристик успешности развития исследуемого растения:

1. Число проросших семян. Фиксировали прорастание семян; определяли число проросших семян данного растения в Опыте и в Контроле.

2. Регистрация стадии развития проростков. Во время опытов ежедневно отмечали стадии развития каждого проростка, оценивая скорость развития. Выделенные нами стадии развития для Однодольных (от 1-й до 5-й). Двудольных (от 1-й до 9-й) можно видеть на рисунке (рис. 2 а, б). Нулевой стадией считалось непроросшее семя.

Далее мы анализировали, сколько растений достигло определённой стадии развития на каждый конкретный день эксперимента. Полученные результаты для Опыта и Контроля сопоставляли.

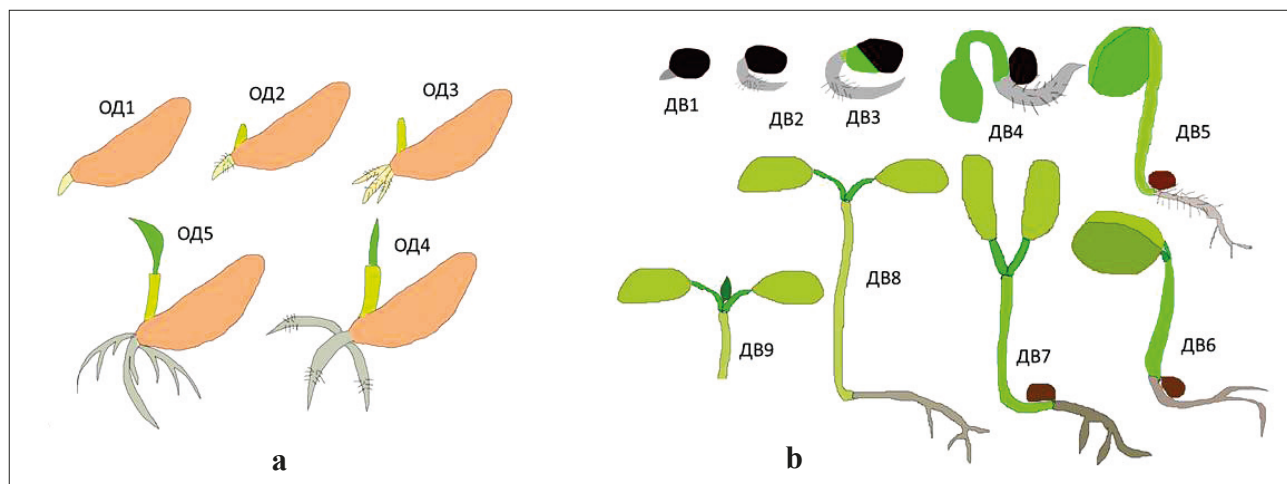


Рис. 2. а – Стадии развития Однодольных (злаки): ОД1 – появляется корень без корневых волосков; ОД2 – появляются корневые волоски и колеоптиль; ОД3 – корень разветвляется, семядоля из колеоптиля ещё не проросла; ОД4 – из колеоптиля показывается семядоля, она ещё закрыта; ОД5 – семядоля раскрывается. **б** – Стадии развития Двудольных: ДВ1 – появляется корень без корневых волосков; ДВ2 – появляются корневые волоски; ДВ3 – прорывается семенная кожура (видны семядоли, которые начали расти), заметно короткое подсемядольное колено; ДВ4 – подсемядольное колено увеличивается в размерах (больше семядоли), но при этом согнуто; ДВ5 – подсемядольное колено распрямляется, но черешки семядолей отсутствуют; ДВ6 – черешки есть, но ещё короткие; ДВ7 – семядоли раскрываются, угол между ними заметно меньше 180°; ДВ8 – семядоли раскрываются полностью; ДВ9 – появляется почка между черешками семядолей.

3. Измерение длины подсемядольного колена. Внутри одной стадии развития растения могут сильно различаться скоростью роста. Для её оценки мы измеряли длину подсемядольного колена. В последний день эксперимента мы раскладывали подопытные растения на миллиметровой бумаге и фотографировали их. Затем мерили длину кривой линии подсемядольного колена в программе ImageJ (рис. 1с).

Сравнение длин подсемядольного колена в Опыте и Контроле проводили с помощью t-критерия Стьюдента для независимых выборок с неравной дисперсией (функция T.Test в программе Excel 10).

Опыт 1. Цель первого эксперимента – выяснить, влияют ли семена и околоцветник *E. annuus* на прорастание семян и развитие проростков других растений, и если влияют, то как: позитивно или негативно.

Реагирующие растения – *Trifolium pratense*, *Raphanus sativus*, *Avena sativa*, *Festuca glacialis*, влияющие – *Erigeron annuus*. В Опыте были использованы контейнеры, в которых семена реагирующих растений помещены с семенами и околоцветником *E. annuus*, в Контроле – контейнеры, в которых были высажены только реагирующие растения. Для сравнения скорости их роста регистрировали стадии развития.

Опыт 2. Цель опыта – выяснить, является ли действие семян *E. annuus* видоспецифичным.

В качестве реагирующего растения мы выбрали *Trifolium pratense*, клевер луговой, так как именно для него (см. результаты первого опыта) был обнаружен чёткий подавляющий эффект семян *E. annuus*, кроме того, *T. pratense* часто встречается в сообществах с последним. Влияющее растение – *E. annuus*. Для Контроля влияющие растения: 1) *Aster salignus* (3 контейнера); 2) Газонная смесь злаков (3 контейнера) и только реагирующее растение (3 контейнера).

Этот эксперимент проводился в двух вариантах. В первом (3 контейнера) – семена *T. pratense* и семена влияющих растений сразу имели прямой контакт – прорастали на одной салфетке, а семена влияющих растений

были помещены под тонкую салфетку, на которой прорастали семена клевера. Через три дня корешок *T. pratense* прорастал через разделяющую салфетку и возникал прямой контакт с семенами влияющего растения. Такое разделение семян салфеткой могло оказать влияние на исход опыта только в том случае, если основное воздействие происходило на первый-второй день. Результаты оказались практически одинаковыми, поэтому мы рассматриваем их как один опыт при обсуждении результатов.

Этот опыт проведён в 3 повторностях.

Опыт 3. Цель опыта – выяснить, обладает ли водный экстракт семян *E. annuus* ингибирующим действием на проростки *T. pratense*.

В предшествующих работах по аллелопатическим свойствам *E. annuus* использовали водный экстракт листьев и стеблей растения [Balicevic et al., 2016; Tunaitiene et al., 2017], поэтому мы предположили, что действующее вещество в наших экспериментах тоже может быть выделено в виде экстракта из семян. Проведены эксперименты с водными экстрактами семян *E. annuus* и *A. salignus*.

Для получения водного экстракта из семян влияющих растений (*E. annuus* и *A. salignus*) их проращивали в отдельном контейнере, при этом поливали с избытком. На следующий день воду из этого контейнера (в которую предположительно могли попасть ингибирующие вещества) добавляли в контейнер, где прорастали семена реагирующего растения (*T. pratense*), и немного поливали влияющее растение снова. Каждый последующий день экстракт влияющего растения использовался только свежим. Контролем в этом опыте служили контейнеры с *T. pratense* и семенами *E. annuus* или *A. salignus*.

Опыт 4. Известно, что ряд растительных гормонов имеет газообразную природу, например, этилен и его производные. Мы предположили, что ингибитор *E. annuus* мог бы быть газообразным.

Семена *T. pratense* и *E. annuus* были разделены пространством в несколько сантиметров. В остальных условиях были прежними. Контейнер герметично закрывался, чтобы не допустить выхода газов. Эксперимент длился

19 дней, и все это время крышка оставалась закрытой. Было 3 контрольных контейнера и 3 опытных.

Опыт 5. Влияние живых свежих побегов *E. annuus* (листья, цветки и бутоны) на развитие *T. pratense*.

Летом 2017 г. мы собрали свежий *E. annuus* в посёлке Городец Калужской обл. Юхновского р-на. По уже описанной схеме мы проверили влияние свежих побегов *E. annuus* на развитие *T. pratense*. В опыте на влажную салфетку были добавлены порезанные ножницами свежие листья *E. annuus* (МКЛ-листья), его цветки и нераспустившиеся бутоны (цветки). В качестве Контроля были взяты семена *T. pratense* без мелколепестника. Кроме того, в качестве дополнительного контроля в данном опыте использовали семена *T. pratense*, растущие на порезанных свежих листьях самого *T. pratense* (Клевер-листья) и на листьях *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (Иван-чай-листья).

Результаты

Результат опыта 1 (рис. 3). Семена *E. annuus* оказывают избирательное ингибирующее влияние на прорастание и развитие некоторых однодольных и двудольных растений.

Raphanus sativus, *Trifolium pratense*, *Avena sativa* в опытных чашках отстают в развитии от тех же растений в контрольных чашках. Семена и околоцветник *E. annuus* влияют на них негативно. *Festuca glacialis*, напротив, в опытной чашке развивается так же, как в контрольной (рис. 3 а). Это видно также на диаграммах стадий развития растений (рис. 3 б).

Результат опыта 2 (рис. 4). Тормозящим влиянием на развитие семян (клевера) обладают семена *E. annuus*, но не других видов (*Aster salignus* или злаков).

1) При сравнении скорости развития *T. pratense* в Контроле и в опыте (регистрация стадий развития) обнаружено, что в присутствии семян *E. annuus* клевер отстаёт в развитии по сравнению со всеми остальными влияющими растениями и Контролем (рис. 4 с). В контейнерах с *E. annuus* большая часть

проростков находится на более ранних стадиях. Отставание в развитии обнаруживается не сразу, в первые 2–3 дня различия *T. pratense* в опыте и Контроле малозаметны, различия проявляются только на 4–5-й день в присутствии семян *E. annuus*. Ни семена *Aster salignus*, ни газонные злаки (прорастающие значительно быстрее *T. pratense*) такого тормозящего действия не оказывают.

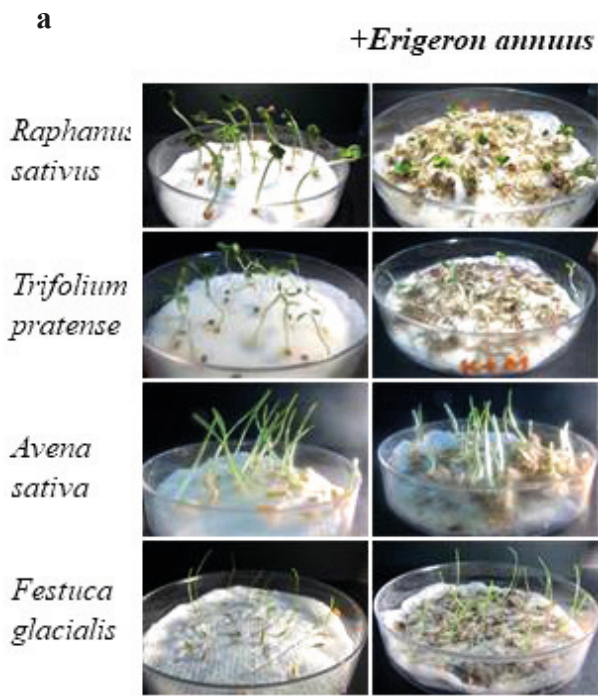
2) Длина подсемядольного колена *T. pratense* на 5-й день данного эксперимента (рис. 4 б) в присутствии семян *E. annuus* была достоверно ниже ($p < 0.05$), чем длина подсемядольного колена клевера в Контроле, или же у экземпляров клевера, прораставших вместе с другими влияющими растениями. Длины подсемядольного колена у *T. pratense* без влияющих растений (в Контроле), а также росшего вместе с *Aster salignus* и со злаками не отличались. Среднее арифметическое длины подсемядольного колена в опыте меньше контрольного приблизительно в 2 раза.

Кроме замедления развития, проростки *T. pratense*, развивающиеся в присутствии семян *E. annuus*, были более изогнутыми (рис. 4 а). Часто они просто оставались лежать на субстрате. Они не вращались в подложку, по-видимому, не развивали корневые волоски. Такие проростки легко вынимались пинцетом, в отличие от контрольных, которые на 5-й день уже невозможно было отделить от салфетки, не повредив корневую систему.

Результат опыта 3 (рис. 5). Водный экстракт семян *E. annuus* не обладает ингибирующим действием на проростки *T. pratense*.

На 5-й (последний) день эксперимента *T. pratense*, поливаемый экстрактом из семян *E. annuus*, не отличался от Контроля ни по скорости развития (по стадиям развития), ни по скорости роста (по длине подсемядольного колена). Схожие результаты были у *T. pratense*, поливаемого экстрактом из семян *Aster salignus*. Однако семена мелколепестника однолетнего в этом опыте ингибировали развитие клевера по всем перечисленным параметрам (рис. 5 а, б, с).

Было высказано предположение, что *E. annuus* выделяет в воду вещества на определённый день. Был поставлен дополни-

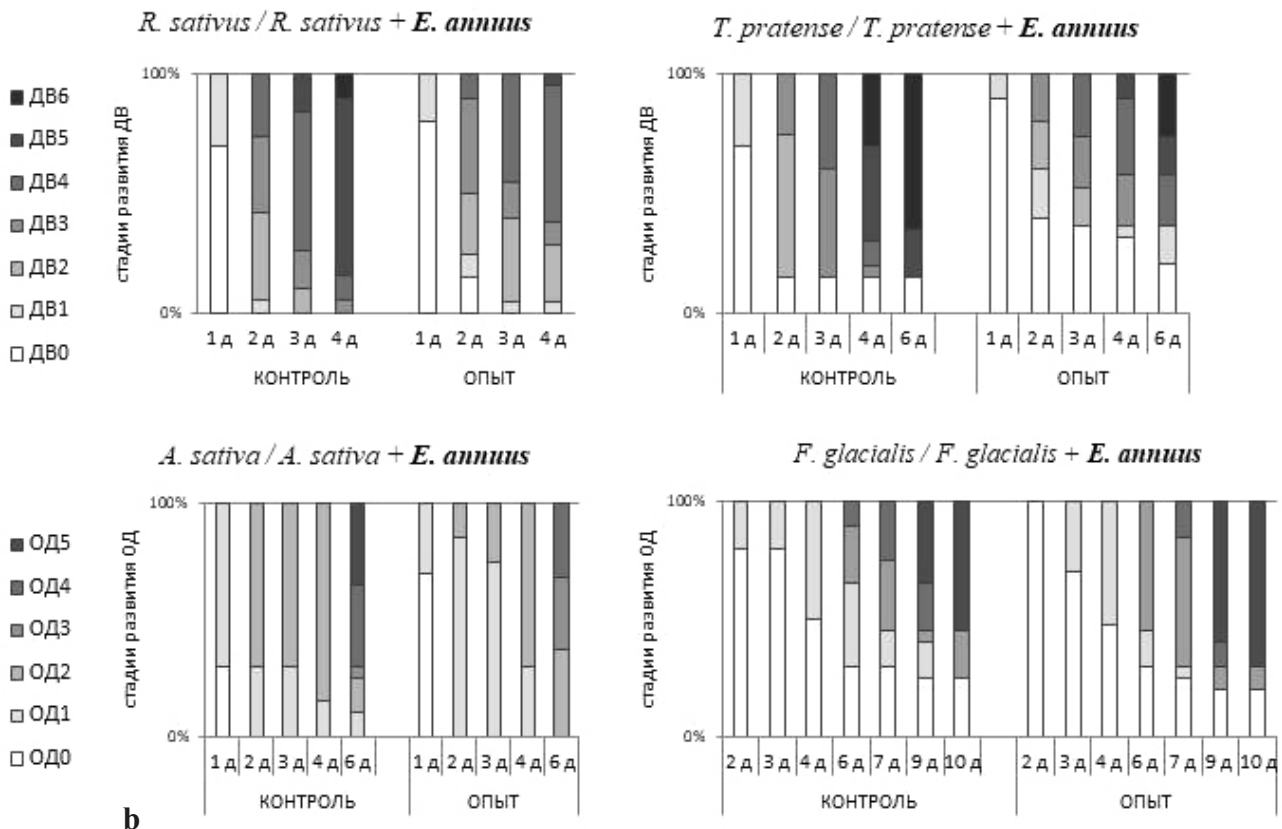


тельный эксперимент, в котором каждый опытный контейнер с *T. pratense* 5 дней поливался экстрактом семян *E. annuus* определённого срока выращивания (1-й день, 2-й день, 3-й день, 4-й день). В результате проростки *T. pratense* в Опыте не отличались от Контроля.

Если в экстракте и есть ингибирующее вещество, то, возможно, оно очень нестойко и требует постоянного притока, то есть постоянного присутствия живых семян *E. annuus* поблизости. Или же ингибирование идёт по совсем другому механизму. Вопрос этот остался открытым.

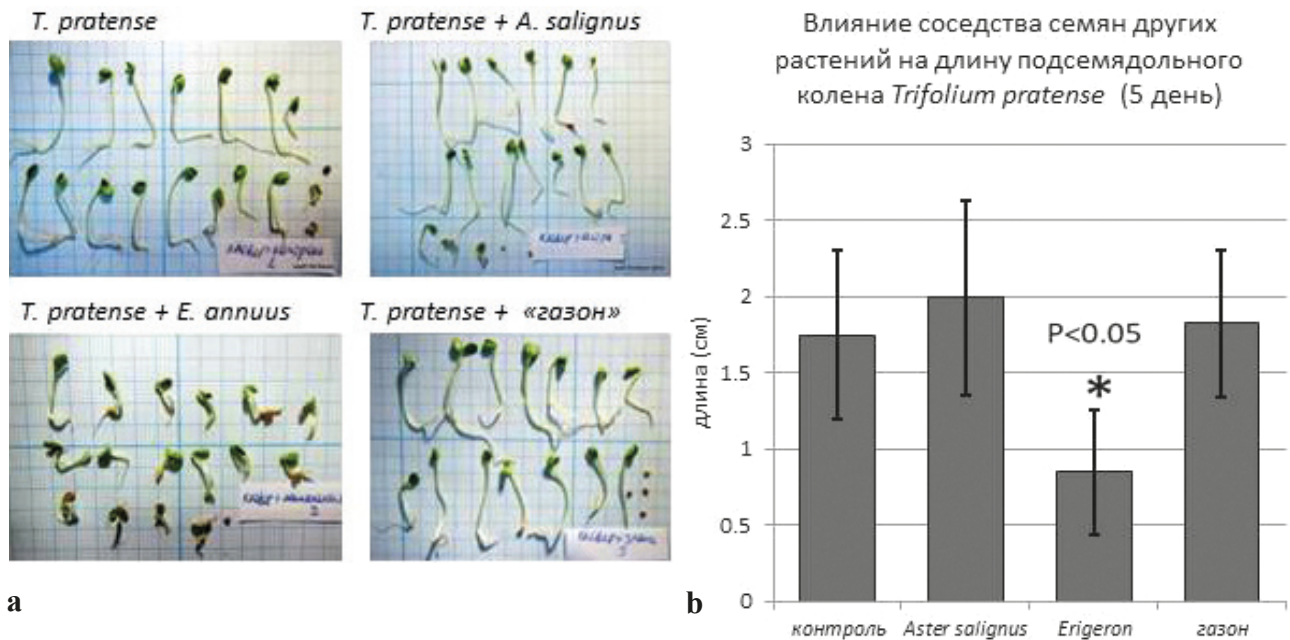
Результат опыта 4 (рис. 6). Семена *E. annuus* не выделяют газообразный ингибитор.

При выращивании *T. pratense* в герметичном контейнере без прямого контакта с семе-



нами *E. annuus* и в Опыте, и в Контроле (без мелкопестника) он развивался одинаково. Число проростков на одной и той же стадии развития в Опыте и Контроле достоверно не отличалось. Длины подсемядольного колена

у клевера в контейнерах с семенами *E. annuus* и без них также достоверно не отличались (рис. 6 а, в, с). Гипотеза о газообразном ингибиторе, выделяемом семенами *E. annuus*, не подтвердилась.



Скорость развития *Trifolium pratense* в присутствии семян других растений

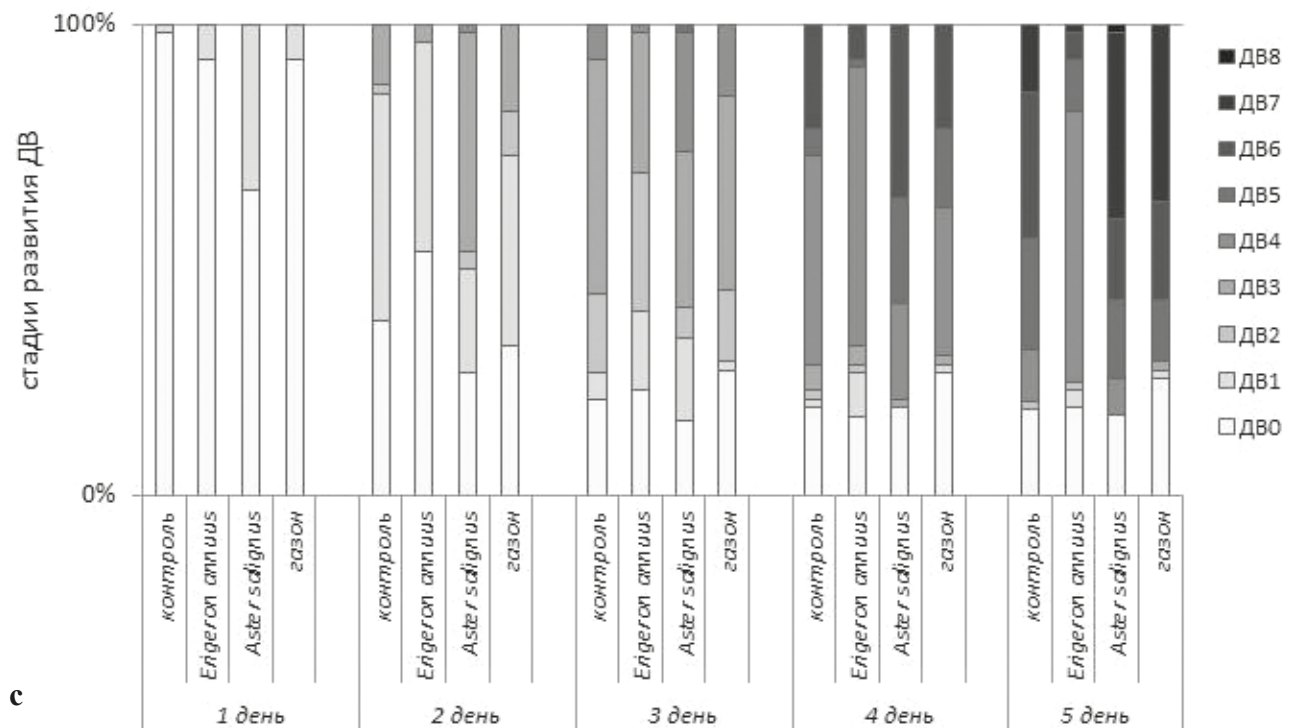


Рис. 4. Влияние семян других растений (*Erigeron annuus*, *Aster salignus*, злаковая газонная смесь – «газон») на развитие проростков *Trifolium pratense*: **а** – фото проростков *T. pratense* на 5-й день развития из Опыта (только семена *T. pratense*) и Контроля (*T. pratense* развивался с семенами других растений); **б** – длина подсемядольного колена *T. pratense* на 5-й день развития в Опыте и в Контроле; **с** – процентное соотношение *T. pratense* на разных стадиях развития в Опыте и в Контроле на 5-й день. Стадии развития обозначены интенсивностью тона.

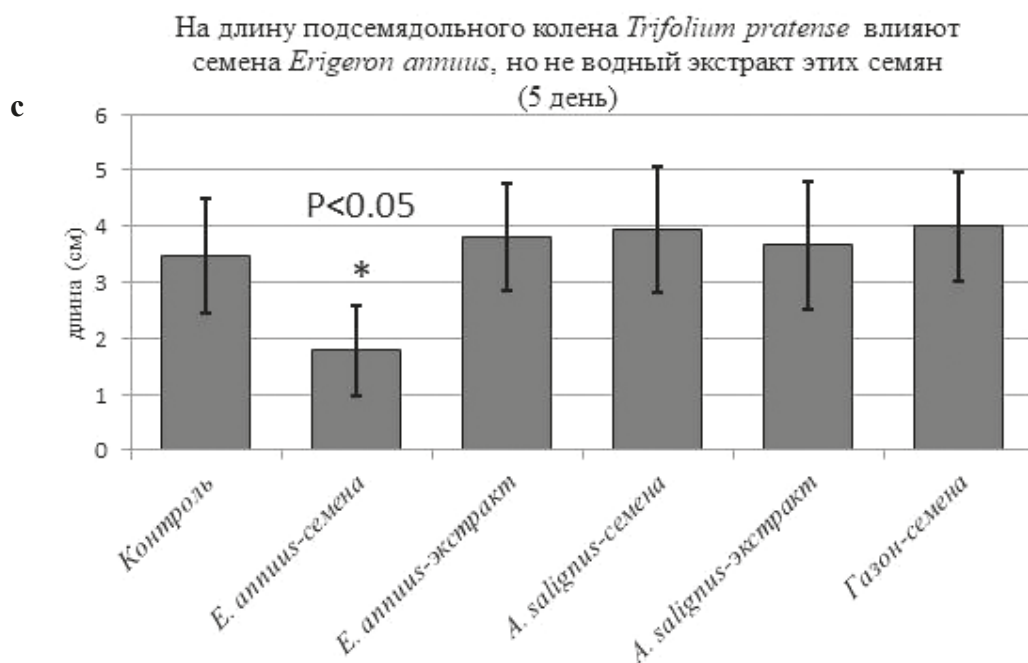
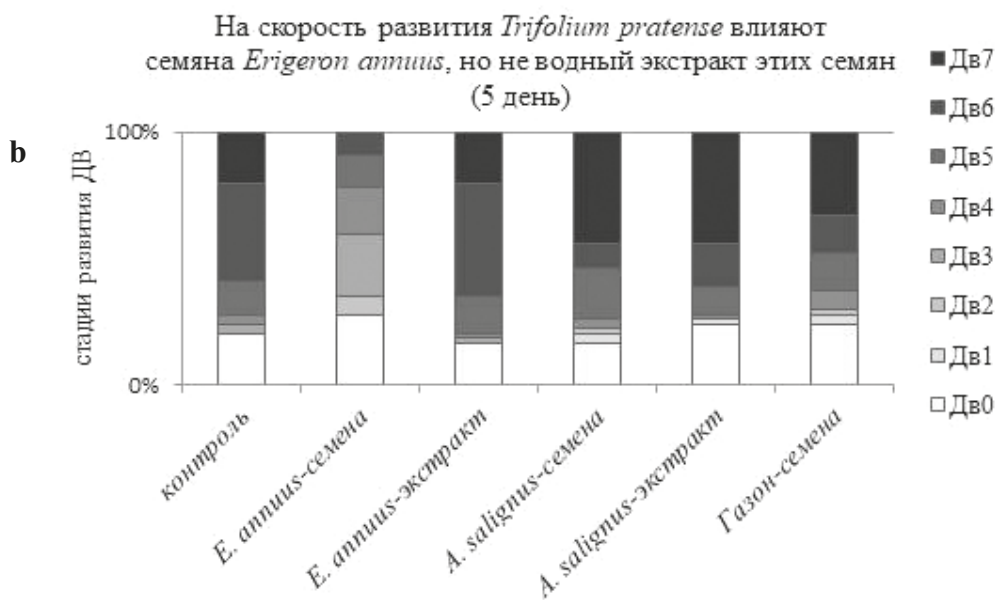
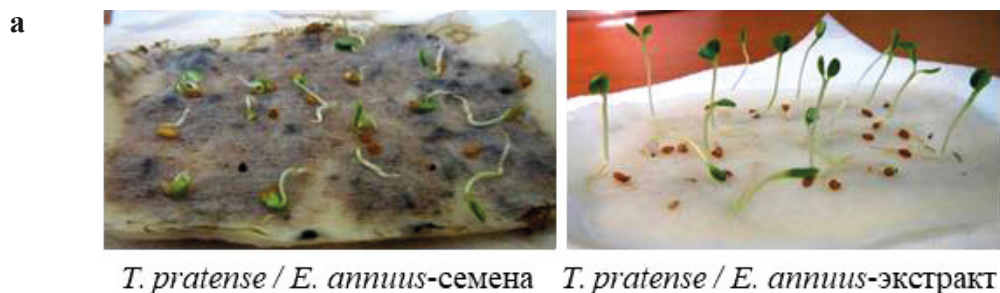


Рис. 5. Семена *Erigeron annuus* влияют на развитие и скорость роста проростков *Trifolium pratense*, а водный экстракт тех же семян – нет: **a** – проростки *T. pratense* с семенами *E. annuus* и проростки *T. pratense*, ежедневно обрабатываемые водным экстрактом семян *E. annuus* (5-й день); **b** – скорость развития *T. pratense* на 5-й день эксперимента с семенами *E. annuus* и с водным экстрактом *E. annuus*, а также с семенами *Aster salignus*, с экстрактом *A. salignus*, с семенами газонной смеси «газон» и в Контроле (без дополнительного добавления семян или экстрактов семян к *T. pratense*); **c** – длина подсемядольного колена проростков *T. pratense* на 5-й день того же эксперимента. Стадии развития обозначены интенсивностью тона.

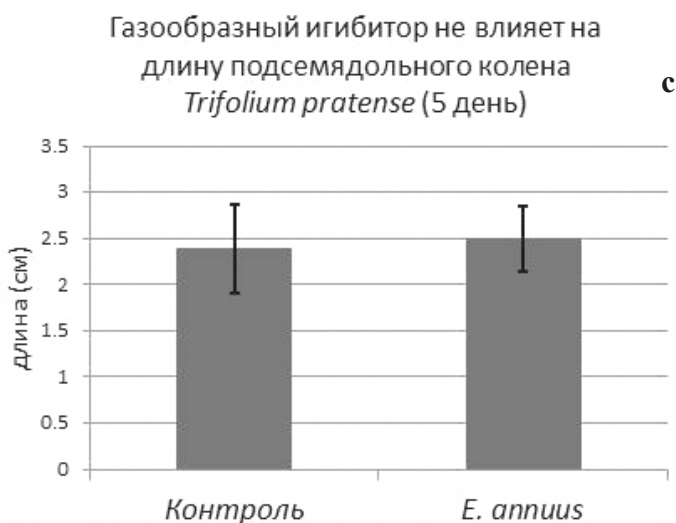
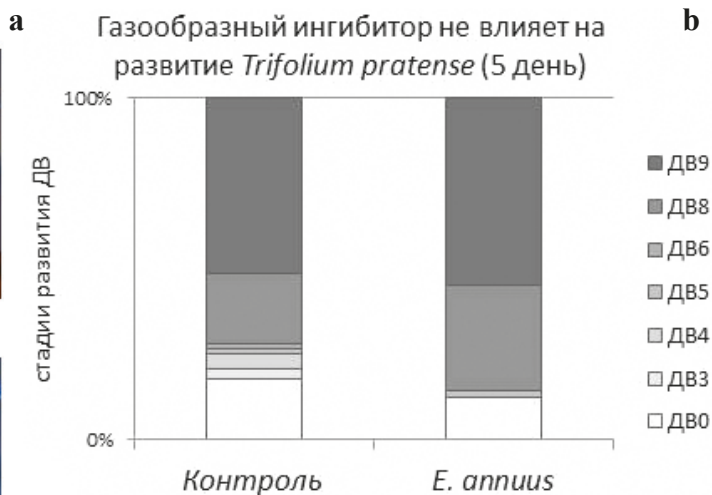
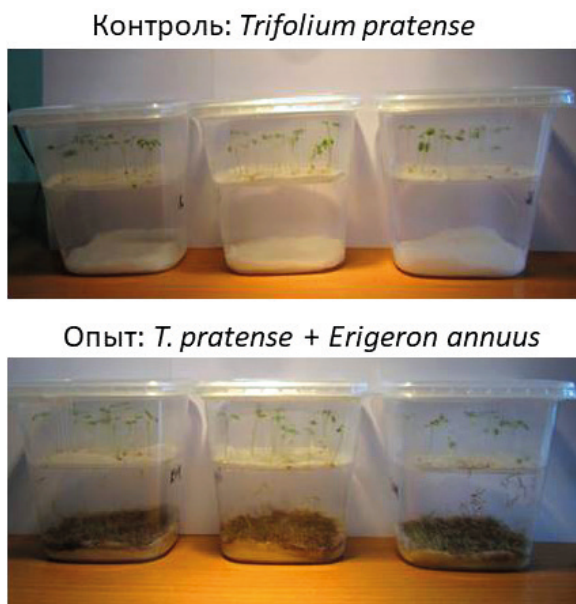


Рис. 6. Выявление гипотетического «газообразного ингибитора», выделяемого семенами *E. annuus*: **a** – Опыт: прорастающие семена *E. annuus* и *T. pratense* помещены в закрытый контейнер, в котором они разделены воздушной прослойкой (*T. pratense* наверху, *E. annuus* внизу). Контроль: только проростки *T. pratense* развиваются в таком же контейнере. **b** – «газообразный ингибитор» не влияет на скорость развития проростков *T. pratense* (процентное соотношение *T. pratense* на разных стадиях развития в опыте и в Контроле); **c** – длина подсемядольного колена проростков *T. pratense* в опыте и в Контроле. Стадии развития обозначены интенсивностью тона.

Результат опыта 5. Свежие побеги *E. annuus* (листья, цветки и бутоны) не влияют на развитие проростков *Trifolium pratense* (рис. 7 а, б).

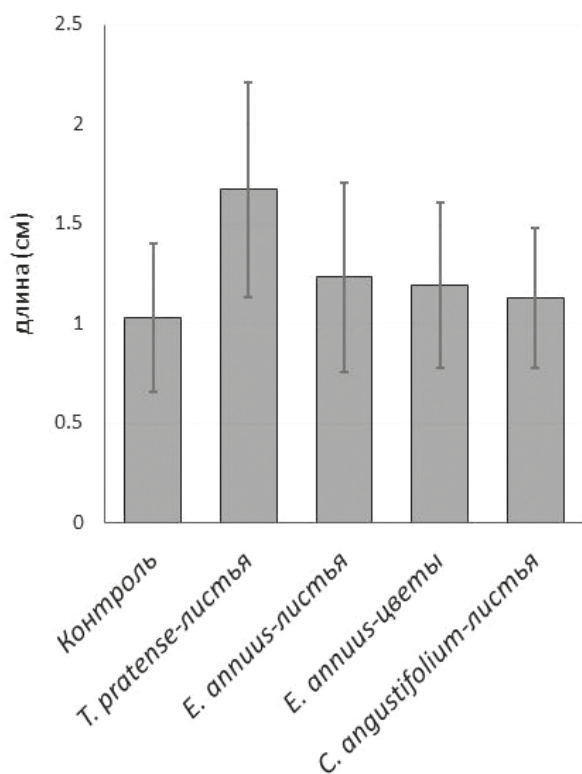
Подсчитано число проростков, достигших определённой стадии развития у *T. pratense* при выращивании вместе со свежими зелёными листьями или цветками *E. annuus*. Их доля достоверно не отличается от таковой в Контроле (без *E. annuus*), либо при выращивании со свежими побегами самого клевера, или листьями *Chamaenerion angustifolium*. Длина подсемядольного колена в опыте у проростков клевера в присутствии свежих листьев и цветков *E. annuus* почти не отличается от Контроля и от длины подсемядольного колена *T. pratense* в присутствии свежих листьев иван-чая. Примечательно, что достоверным стимулирующим эффектом на рост подсемя-

дольного колена клевера обладали листья самого этого вида.

Результат опыта 6 (рис. 8). Семена *E. annuus* влияют именно на развитие проростков *T. pratense*, но не на прорастание его семян.

В работе Дел Фаббро с соавторами [Del Fabbro et al., 2014] не было обнаружено влияния почвы из-под *E. annuus* на прорастание семян других растений. Мы объединили все данные экспериментов по влиянию семян на *T. pratense* и подсчитали процент непроросших семян относительно всех, участвующих в опыте (использовались данные из опытов первой, второй и третьей серий). При анализе результатов видно, что процент непроросших семян *T. pratense* был примерно одинаковым (15–20%) во всех комбинациях – как в Контроле, так и в опыте с *E. annuus*, с *Aster*

а Влияние свежей растительной массы на длину подсемядольного колена *Trifolium pratense* (5 день)



б Влияние свежей растительной массы на скорость развития *Trifolium pratense* (5 день)

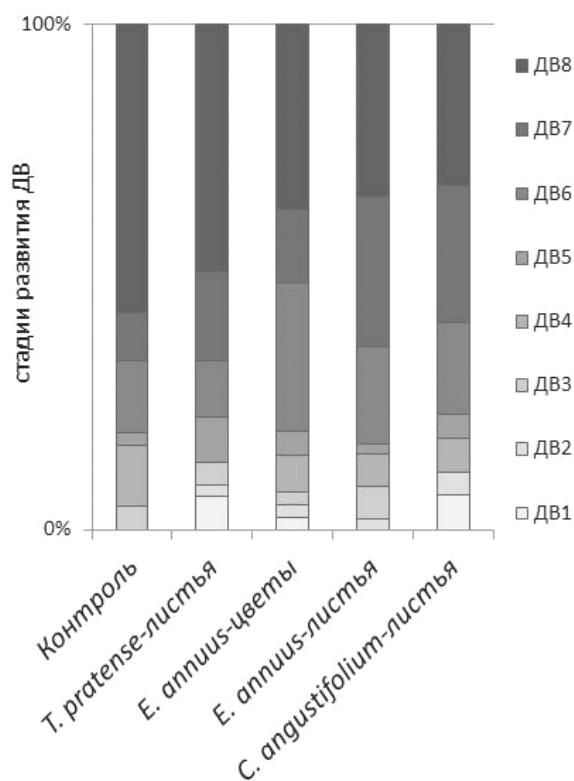


Рис. 7. Свежие листья и цветы *E. annuus* не оказывают подавляющего влияния на рост и развитие проростков *T. pratense*: **а** – скорость роста (длина подсемядольного колена) проростков *T. pratense* на 5-й день; **б** – скорость развития проростков *T. pratense* на 5-й день в том же эксперименте (процентное соотношение проростков *T. pratense* на разных стадиях развития). Стадии развития обозначены интенсивностью тона.

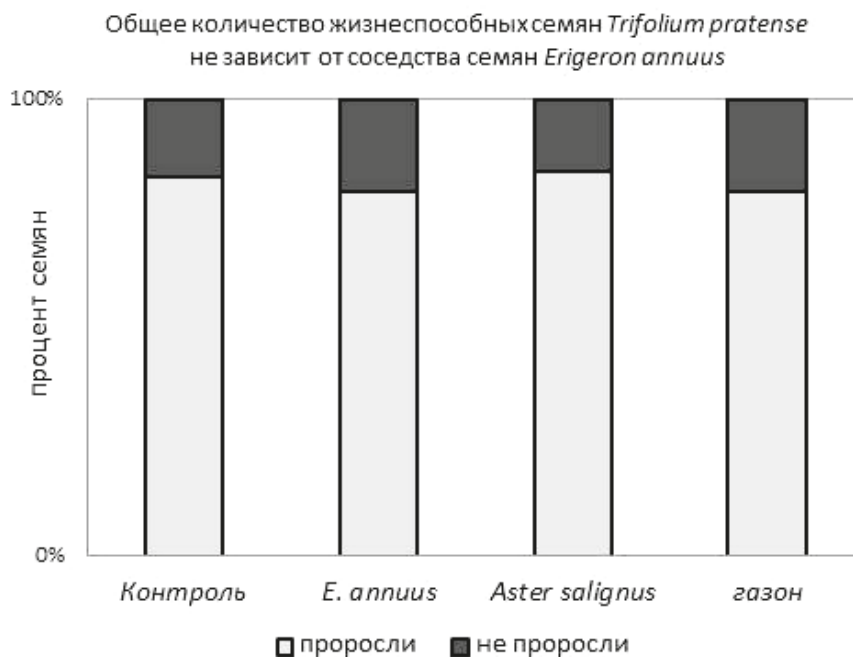


Рис. 8. Семена *Erigeron annuus* не влияют на прорастание семян других растений. На гистограмме – процент проросших и непроросших семян *Trifolium pratense* в Контроле (только *T. pratense*) и в Опыте (с семенами *E. annuus*, с семенами *Aster salignus*, со злаковой газонной смесью «газон»), вычисленный по данным всех экспериментов.

salignus и со злаковой газонной смесью (рис. 8). Всхожесть семян клевера в контейнерах с мелколестником и без него не отличалась, однако через некоторое время он начинал замедлять развитие проростков клевера.

Обсуждение причин репродуктивного успеха *Erigeron annuus*

Будучи однолетником, *E. annuus* тем не менее эффективно видоизменяет сообщества, поэтому механизм его репродуктивного успеха представляет большой практический интерес.

Мы обнаружили, что семена этого мелколестника тормозят развитие проростков ряда растений. По нашим наблюдениям, его семена обычно облетают не поодиночке, а слипаясь в «пачки». Причём вместе с семенами отваливается и подсохший околоцветник.

Учитывая наши данные, можно предположить следующую стратегию распространения данного чужеродного растения: «пачки» семян и околоцветника падают недалеко от материнского растения (которое как однолетник на следующий год уже не вырастает). Некоторые из семян в «пачке» прорастают на следующий год и замещают материнское растение, но большая часть семян и околоцветник создают микросреду, которая тормозит развитие семян других видов, но, видимо, не влияет на развитие самого *E. annuus*. Растительные остатки материнского растения тоже, возможно, содержат аллелопатические вещества, тормозящие рост других видов. В наших опытах свежие растения не оказали влияния на развитие *Trifolium pratense*, однако при использовании экстракта сухих стеблей и листьев мелколестника другие авторы получили данные о подавлении им роста других видов (см. Введение). Этот механизм помогает однолетнему растению закрепиться на захваченной территории, трансформируя растительные сообщества, где оно растёт обильно. Другая часть семян, возможно, менее многочисленная, разлетается или распространяется с помощью животных и имеет шанс внедриться в новое место. Таким образом, *E. annuus* постоянно расширяет свой ареал и осваивает новые местообитания.

Мелколестник однолетний производит очень много семян в течение почти всего лета. Все семена у него – генетические клоны, произошедшие в результате апомиксиса по механизму мейотических диплоспор [Stratton, 1991] и обладающие одинаковыми свойствами. Видимо, в условиях активной инвазии этого вида идёт постоянный отбор на наиболее химически «вооружённые» варианты. На это прямо указывает последняя работа литовских исследователей [Tunaitienė et al., 2017], где показано, что наибольшей аллелопатической активностью обладают семена *E. annuus* с нарушенных местообитаний.

Водный экстракт из прорастающих семян мелколестника не обладал теми же ингибирующими свойствами, что и его семена. Таким образом, вопрос о действующем веществе остаётся открытым. Кроме того, необходимо точно выявить, насколько чувствительны к воздействию *E. annuus* другие виды-эдикаторы растительных сообществ, в первую очередь деревья. Предварительные наблюдения в природе свидетельствуют о том, что залежи, где обильно данный чужеродный вид, меньше зарастают сосной и берёзой.

Выводы

1. *Erigeron annuus* – агрессивный инвазивный вид, широко распространившийся по Средней России. Например, в настоящее время в Калужской обл. он является наиболее часто встречающимся среди всех чужеродных видов, зарегистрированных в регионе.

2. Расселению вида способствуют:

а) эвритопность (способность расти в различных экологических условиях), полиморфизм;

б) способность давать большое количество семян, длительные сроки вегетации и плодоношения (значительно превышающие сроки вегетации и плодоношения близких видов – ранее расселившегося *E. canadensis* и аборигенного *E. acris*);

в) возможность распространения семян как анемохорно (ветром), так и зоохорно (с помощью животных).

3. Сохранению вида в естественных растительных сообществах способствует то,

что он способен аллелопатически влиять на окружающие виды растений с помощью собственных семян, которые производит в большом количестве:

а) смесь семян и околоцветника *E. annuus* подавляет развитие ряда однодольных и двудольных растений: обнаружено, что проростки *Trifolium pratense*, а также культурных *Raphanus sativus* и *Avena sativa* достоверно медленнее развиваются в присутствии семян *E. annuus*. Для *T. pratense* это подтверждено несколькими опытами. Влияния семян мелколепестника однолетнего на развитие чужеродной *Festuca glacialis* обнаружено не было;

б) на развитие семян *T. pratense* и др. влияет именно *E. annuus*. В таких же опытах изученные нами семена злаков и семена *Aster salignus* (Asteraceae) подавляющим действием не обладали;

в) семена *E. annuus* оказывают ингибирующее влияние на развитие проростков других растений, но не на прорастание их семян, что показано на *T. pratense*;

г) вещество, выделяемое семенами *E. annuus*, не сохраняется в экстракте, полученном из прорастающих семян, и не является газообразным. Таким образом, вопрос о действующем веществе остаётся открытым. Возможно, оно очень короткоживущее, или же ингибирование вообще идёт по другому механизму;

д) свежие листья и цветки *E. annuus* не оказывают ингибирующего влияния.

Благодарности

Благодарим сотрудников заповедников «Калужские засеки», «Белогорье» и национального парка «Угра», где мы проводили полевые исследования мелколепестника, а также учеников биокласса школы № 179 г. Москвы, занимавшихся изучением его биологии: Е.М. Гунько, А.В. Демиденко, Р.А. Емельянова, Н.А. Лапину, М.С. Панкина, М.С. Плыкину. Глубоко признательны сотруднику ГБС РАН Ю.К. Виноградовой, обсуждавшей с нами результаты исследований.

Финансирование работы

Работа была выполнена в рамках школьной летней биологической практики школы № 179 г. Москвы. Полевые исследования рас-

пространения мелколепестника однолетнего в Средней России и обсуждение результатов, полученных школьниками, проведены Н.М. Решетниковой в рамках госзадания ГБС РАН «Инвазионные растения России: инвентаризация, биоморфологические особенности и эффективные методы контроля расселения» (№ 19-119080590035-9).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: СПХВА, 2000. 781 с.
- Шовкун М.М., Яницкая Т.О. Сосудистые растения заповедника «Калужские засеки»: Аннотированный список видов / Флора и фауна заповедников. Вып. 77. М., 1999. 52 с.
- Balicevic R., Ravlic M., Kleflin J., Tomic M. Allelopathic activity of plant species from Asteraceae and Polygonaceae family on Lettuce // *Herbologia*. 2016. Vol. 16. No. 1. P. 23–30.
- Becker T., Dietz H., Billeter R., Buschmann H., Edwards P. Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps // *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 2005. Vol. 7. No. 3. P. 173–183.
- Cai A.-M., He X., Yan R., Xu L., Wang Y.-J., Song Y.-G., Shabbir A., Yan H., He W., Zhang Z.-W. Individual and group-based interspecific competition between alien invasive plant *Erigeron annuus* and two co-existing herbs // *The Journal of Animal & Plant Sciences*. 2017. Vol. 27. No. 5. P. 1629–1636.
- Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // *Front Ecol. Environ*. 2004. Vol. 2. P. 436–443.
- Chen B.-M., Liao H., Chen W.-B., Hui-Jie W., Shao-Lin P. Role of allelopathy in plant invasion and control of invasive plants // *Allelopathy Journal*. 2017. Vol. 41. P. 155–166.
- Del Fabbro C., Güsewell S., Prati D. Allelopathic Effects of Three Plant Invaders on Germination of Native Species: A Field Study // *Biological Invasions*. 2014. Vol. 16. No. 5. P. 1035–1042.
- Edwards P., Frey D., Bailer H., Baltisberger M. Genetic variation in native and invasive populations of *Erigeron*

- annuus* as assessed by RAPD markers // International Journal of Plant Sciences. 2006. Vol. 167. No. 1. P. 93–101.
- Jurova J., Matouskova M., Wajs-Bonikowska A., Danuta K., Renco M., Sedlak V., Gogalova Z., Poracova J., Salamun P., Grulova D.. Potential Phytotoxic Effect of Essential Oil of Non-Native Species *Impatiens parviflora* DC // Plants. 2019. Vol. 8. P. 241. 10.3390/plants8070241.
- Kobayashi A., Morimoto S., Shibata Y., Yamashita K., Numata M. C10-polyacetylenes as allelopathic substances in dominants in early stages of secondary succession // Journal of Chemical Ecology. 1980. Vol. 6. No. 1. P. 119–131.
- Liu J., Peng S., Faivreuillan B., Xu Z., Zhang D., Zhou G. *Erigeron annuus* (L.) Pers., as a green manure for ameliorating soil exposed to acid rain in Southern China // Journal of Soils and Sediments. 2008. Vol. 8. No. 6. P. 452–460.
- Marinas I., Dinu M., Ancuceanu R., Hovaneţ M., Oprea E., Geana I., Lazar V. The phenols content and phytotoxic capacity of various invasive plants // Romanian Biotechnological Letters. 2019. Vol. 23. P. 13887–13899.
- Matouskova M., Jurova J., Grulova D., Wajs-Bonikowska A., Renco M., Sedlak Vi., Poracova J., Gogalova Z., Danuta K. Phytotoxic Effect of Invasive *Heracleum mantegazzianum* Essential Oil on Dicot and Monocot Species // Molecules. 2019. Vol. 24(3). P. 425. doi: 10.3390/molecules24030425.
- Ni G., Zhao P., Huang Q., Hou Y.-P., Zhou C., Cao Q., Peng S. Exploring the Novel Weapons Hypothesis with invasive plant species in China // Allelopathy Journal. 2012. Vol. 29. No. 2. P. 199–214.
- Novak N., Novak M., Baric K., Scepanovic M., Ivic D. Allelopathic potential of segetal and ruderal invasive alien plants // Journal of Central European Agriculture. 2018. Vol. 19. No. 2. P. 408–422.
- Oh H., Lee S., Lee H.-S., Lee D.-H., Lee S.-Y., Chung H.-T., Kim T.-S., Kwon T.-O. Germination inhibitory constituents from *Erigeron annuus* // Phytochemistry. 2002. Vol. 61. No. 2. P. 175–179.
- Park K.A., Shim K.C., Kil J.H., Yea S.H. Allelopathic effects of aqueous extracts from *Eupatorium rugosum* Houtt. and *Erigeron annuus* L. on radicles growth of *Lactuca sativa* and *Raphanus raphanistroides* // Allelopathy Journal. 2011. Vol. 27. No. 1. P. 65–73.
- Prabhat Kumar Rai. What makes the plant invasion possible? Paradigm of invasion mechanisms, theories and attributes // Environmental Skeptics and Critics. 2015. 4(2). P. 36–66.
- Scharfy D., Funk A., Olde Venterink H., Güsewell S. Invasive forbs differ functionally from native graminoids, but are similar to native forbs // New Phytologist. 2011. Vol. 189. No. 3. P. 818–828.
- Stratton D.A. Life history variation within populations of an asexual plant, *Erigeron annuus* (Asteraceae) // American Journal of Botany. 1991. Vol. 78. No. 5. P. 723–728.
- Thiebaut G., Tarayre M., Rodríguez-Pérez H. Allelopathic Effects of Native Versus Invasive Plants on One Major Invader // Frontiers in Plant Science. 2019. Vol. 10. P. 854. doi: 10.3389/fpls.2019.00854.
- Tunaitiene V., Patamsyte J., Cesniene T., Kleizaite V., Naugzemys D., Rancelis V., Zvingila D. Genotypic diversity and clonal structure of *Erigeron annuus* (Asteraceae) in Lithuania // Julius-Kühn-Archiv. 2014. No. 443. P. 200–207.
- Tunaitiene V., Patamsyte J., Naugzemys D., Kleizaite V., Cesniene T., Rancelis V., Zvingila D. Genetic and allelopathic differences between populations of daisy fleabane *Erigeron annuus* (L.) Pers. (Asteraceae) from disturbed and stable habitats // Biochemical Systematics and Ecology. 2017. Vol. 70. P. 294–303.

THE SETTLEMENT OF *ERIGERON ANNUUS* (L.) PERS. AND ANALYSIS OF THE REASONS FOR REPRODUCTIVE SUCCESS

© 2020 Kudryavtseva E.I.^{a,*}, Vinogradova Yu.Kir.^a, Viting K.B.^a,
Kozyreva A.M.^a, Nefedova A.D.^a, Petrash E.G.^a, Stukalov A.S.^a,
Sheynova A.D.^a, Reshetnikova N.M.^{b,**}

^aThe school № 179 Moscow, 125009; Russia

^bTsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 127276; Russia

e-mail: *elena.kudr@gmail.com; **n.m.reshet@yandex.ru

The article discusses the reasons for the broad distribution of *Erigeron annuus* in Central Russia: its biology (habitat, seed productivity, seed distribution) and its ability to allelopathic influence. In the experiments, the following indicators were used to assess the effect of *Erigeron annuus* seeds on other species: seed germination, development rate, and length of the sub-cotyledon knee. *Erigeron annuus* seeds have been found to have an inhibitory effect on the development of seedlings in a number of species (*Trifolium pratense*, *Raphanus sativus*, and *Avena sativa*). Most of the experiments clarifying the effect of *Erigeron annuus* were performed on *Trifolium pratense*.

Keywords: *Erigeron annuus*, alien plants, invasive plants, seed development, allelopathic influence.