

УДК 581.524.2 (470.56)

Е. В. Пикалова

Онтогенетические тактики *Ambrosia trifida* L. в условиях г. Оренбурга

Приведены результаты исследования онтогенеза амброзии трехраздельной в г. Оренбурге. В онтогенезе выделено 3 периода и 6 возрастных состояний. Определена амплитуда изменчивости параметров морфометрии для каждой стадии онтогенеза с учетом коэффициента вариации. Вегетативные органы характеризуются низким — очень высоким уровнем изменчивости, а генеративные органы — повышенным и высоким уровнем изменчивости. Выделены и охарактеризованы 4 онтогенетические тактики изменчивости морфометрических параметров данного вида, которые отражают особенности индивидуально-физиологического аппарата, поддерживающего популяцию вида в оптимальном для данного фитоценоза состоянии.

Ключевые слова: онтогенез, *Ambrosia trifida* L., коэффициент вариации, морфометрические параметры, ценопопуляция.

Изучение инвазивных видов и процесса инвазии активно идет как за рубежом, так и в России. Ключевым проблемам и вопросам биологических инвазий уделялось много внимания в разных частях мира. В общей сложности были организованы и проведены одиннадцать международных симпозиумов, четыре из которых (в 2001, 2005, 2010 и 2013 гг.) состоялись в России. В некоторых странах даже формируют специальные группы ученых, изучающих инвазии чужеродных видов, а на основе полученных фактических данных разработана и создана GISP — база данных по инвазивным видам. Кроме того, в Америке создан Институт биологических инвазий [3].

Занос и внедрение инвазивных видов в растительные сообщества — одна из главных экологических проблем, способствующих «флористическому загрязнению территории» [13], что негативно отражается на биоразнообразии. Инвазивные виды — это аллогенные (чужеземные) виды, занесенные с других территорий, экспансия которых происходит за счет человеческого фактора. Такие виды способны давать потомство в огромном количестве и расселяться на большие расстояния от мест произрастания или обитания родителем особей [5].

Среди инвазивных видов немало растений, вызывающих аллергию, что значительно ухудшает экологическую обстановку и может нанести серьезный вред здоровью населения [3]. При этом агрессивные инвазивные растения зачастую способны стать злостными сорняками полей, садов, огородов. К таким растениям можно отнести виды рода *Ambrosia* L. из семейства Asteraceae Dumort., занесенные с территории Северной Америки и являющиеся в России объектами карантинного контроля. Внедрение данных видов в растительные сообщества в последнее время протекает активно и приобретает глобальный характер. Их изучению в последние десятилетия посвящено много работ [1—4, 6, 7]. Один из видов рода — *Ambrosia trifida* L. — широко расселился в экосистемах Оренбургской области [12].

Важную роль в понимании инвазионного успеха *Ambrosia trifida* L. как чужеродного вида в новых условиях обитания играет изучение особенностей его биологии [11]. К таким особенностям относят и онтогенез.

Онтогенез *Ambrosia trifida* L. изучался в ценопопуляции Оренбурга в 2013 году. Наблюдения за развитием растений в онтогенезе велись каждые 10—15 дней на протяжении всего вегетационного периода на 15 модельных растениях. Для определения возрастной структуры ценопопуляции учитывались следующие возрастные состояния: p, j, im, v, g1,

© Пикалова Е. В., 2015

g2, g3. На основе анализа фактических данных по учету параметров морфогенеза разных возрастных состояний определялись онтогенетические тактики согласно методике Ю. А. Злобина [9]. Статистическая обработка материала, выполненная с помощью программного пакета Microsoft Excel 2007, основана на методических принципах и подходах, изложенных в работе Г. Н. Зайцева [8]. Были вычислены следующие стандартные статистические показатели: коэффициент вариации CV (%), размах изменчивости (lim), среднее арифметическое (M), ошибка среднего арифметического (m).

Результаты исследования возрастных состояний *A. trifida*, за исключением старых генеративных растений, приведены в таблицах 1–3. У старых генеративных растений уменьшаются размеры, биомасса, сокращаются элементы в репродуктивной сфере и происходит засыхание листьев. Процессы отмирания доминируют, поэтому обмеры растений в этом состоянии не проводились.

Морфометрические показатели на всем протяжении онтогенеза меняются непрерывно. Коэффициенты вариации параметров морфометрии для всех стадий онтогенеза варьируют в диапазоне от низкого до очень высокого уровней изменчивости [10].

Таблица 1

Морфометрические параметры проростков, ювенильных и имматурных растений *Ambrosia trifida*

Показатель	min–max	M±m	CV, %
Проростки (p) <i>Ambrosia trifida</i> L. (Дата учета: 22.05.2013 г., n = 15)			
Количество листьев, шт.	2	2±0,0	0
Высота стебля, см	0,5–1,7	0,7±0,1	56,1
Диаметр стебля, мм	1,5–2	1,7±0,1	11,4
Длина листа, см	1,0–4,4	2,3±0,1	25,4
Ширина листа, см	0,9–3,3	2,2±0,2	22,3
Длина главного корня, см	0,7–2,9	1,2±0,0	25,7
Ювенильные растения (j) <i>Ambrosia trifida</i> L. (Дата учета: 10.06.2013 г., n = 15)			
Количество листьев, шт.	4–6	5,5±0,8	28,2
Высота стебля, см	2,5–17	8,7±0,7	55,1
Длина листа, см	4,4–5,3	4,5±0,3	26,6
Ширина листа, см	3,3–4,4	3,6±0,2	28,9
Диаметр стебля, мм	2–4	2,8±0,9	32,5
Длина главного корня, см	3,1–6,7	4,2±0,3	54,2
Длина бокового корня, см	0,5–3,7	2,7±0,1	21,1
Имматурные растения (im) <i>Ambrosia trifida</i> L. (Дата учета: 23.06.2013 г., n = 15)			
Количество листьев, шт.	6–8	6,4±1,3	32,3
Высота стебля, см	33–51	43,1±1,3	46,2
Длина листа, см	5,4–8,7	6,9±0,7	27,9
Ширина листа, см	4,6–7,4	6,4±0,2	29,8
Диаметр стебля, мм	2–4,4	3,5±0,1	21,4
Количество боковых побегов, шт.	2–4	2,5±0,9	25,7
Длина главного корня, см	8,9–10,6	9,2±0,4	20,8
Длина бокового корня, см	4,5–5,2	4,7±0,6	37,3

У проростков по количеству листьев отмечен CV = 0%, то есть вся выборка однородна по данному параметру.

Таблица 2

Морфометрические параметры виргинильных растений *Ambrosia trifida*

Показатель	min–max	M±m	CV, %
Виргинильные растения (v1) <i>Ambrosia trifida</i> L. (Дата учета: 17.07.2013 г., n = 15)			
Количество листьев, шт.	8–10	9,6±0,2	34,7
Высота стебля, см	53,6–99	75,1±1,5	41,7
Длина листа, см	8,7–9,1	8,8±0,5	29,9
Ширина листа, см	7,4–8,2	7,7±0,3	32,4
Диаметр стебля, мм	2–6	3,1±0,2	40,5
Количество боковых побегов, шт.	4–6	3,3±0,6	30,9
Длина главного корня, см	14,8–22,2	15,8±1,3	19,8
Длина бокового корня, см	5,4–14,6	10,4±1,1	45,1
Виргинильные растения (v2) <i>Ambrosia trifida</i> L. (Дата учета: 28.07.2013 г., n = 15)			
Количество листьев, шт.	10–12	10,6±0,4	37,5
Высота стебля, см	100–121	111,1±1,1	38,4
Длина листа, см	9,6–11,7	10,2±0,4	32,5
Ширина листа, см	8,4–10,3	9,4±0,4	36,0
Диаметр стебля, мм	4–6	4,1±0,7	42,2
Количество боковых побегов, шт.	4–8	6,1±0,6	34,8
Длина главного корня, см	23,1–27,6	25,3±0,7	17,2
Длина бокового корня, см	15,1–19,8	15,6±0,2	27,9

Очень высокие значения коэффициента вариации характерны для высоты растений у проростков (р); у ювенильных растений (j) для высоты растений и количества боковых ветвлений; у имматурных растений (im) для высоты растений и длины главного корня; для длины стебля, диаметра стебля, длины главного и бокового корня на виргинильной стадии (v1); для диаметра стебля у растений v2; для количества листьев, ширины листа и диаметра стебля у молодых генеративных растений (g1), количества листьев и ширины листа у средневозрастных генеративных растений (g2).

Таблица 3

Морфометрические параметры генеративных растений *Ambrosia trifida*

Показатель	min–max	M±m	CV, %
Молодые генеративные растения (g1) <i>Ambrosia trifida</i> L. (Дата учета: 13.08.2013 г., n = 15)			
Количество листьев, шт.	10–14	12,0±0,2	41,4
Высота стебля, см	122–137	124,9±1,4	33,0
Длина листа, см	11,9–13,1	12,1±0,7	36,0
Ширина листа, см	10,3–11,7	10,8±0,6	42,9
Диаметр стебля, мм	4–8	4,8±0,1	43,9
Количество боковых побегов, шт.	8–10	6,4±0,5	38,2
Длина главного корня, см	27,8–32,1	29,1±0,5	16,7
Длина бокового корня, см	19,8–23,1	20,7±0,8	33,7

Показатель	min–max	M±m	CV, %
Длина соцветия, см	5,4–9,8	7,3±0,9	24,2
Число мужских корзинок, шт.	46–60	50,2±2,3	29,7
Число женских корзинок, шт.	13–26	17,2±1,1	21,1
Средневозрастные генеративные растения (g2) <i>Ambrosia trifida</i> L. (Дата учета: 28.08.2013 г., n = 15)			
Количество листьев, шт.	10–14	11,4±0,2	45,5
Высота стебля, см	122–145	134,1± 1,6	29,5
Длина листа, см	13,3–14,2	13,8±0,3	38,3
Ширина листа, см	12,1–13,5	12,6±0,7	44,0
Диаметр стебля, мм	6–11	7,4±0,6	35,3
Количество боковых побегов, шт.	10–12	11,6±0,3	38,2
Длина главного корня, см	32,5–33,2	32,7±0,8	14,6
Длина бокового корня, см	23,1–25,3	23,8±0,6	23,8
Длина соцветия, см	10,3–15,1	12,2±1,1	32,6
Число мужских корзинок, шт.	65–80	67,3±2,5	23,6
Число женских корзинок, шт.	20–35	24,5±1,2	29,3

Морфометрические параметры вегетативных органов растений в течение онтогенеза приобретают определенный характер изменчивости, в рамках которого можно выявить некоторые закономерности. Одни параметры могут увеличивать свое варьирование, другие — снижать изменчивость, а некоторые сохраняют неопределенную изменчивость.

Приспосабливаясь к существованию в определенных условиях сообщества, растения в пределах своей ценопопуляции могут вырабатывать определенный уровень изменчивости особей и их параметров как своеобразную форму тактики, которая помогает им в полной мере реализовать онтогенетическую программу.

На основе проведенных исследований онтогенеза выявлено 4 типа онтогенетических тактик, отражающих особенности варьирования как морфогенетических параметров в отдельности, так и самих особей в целом [9].

Первый тип тактики онтогенеза — тактика стабилизации, характеризующаяся стабилизацией на том или ином уровне изменчивости какого-либо параметра морфогенеза. Данный тип тактики присущ такому параметру, как количество боковых побегов (рис. 1).

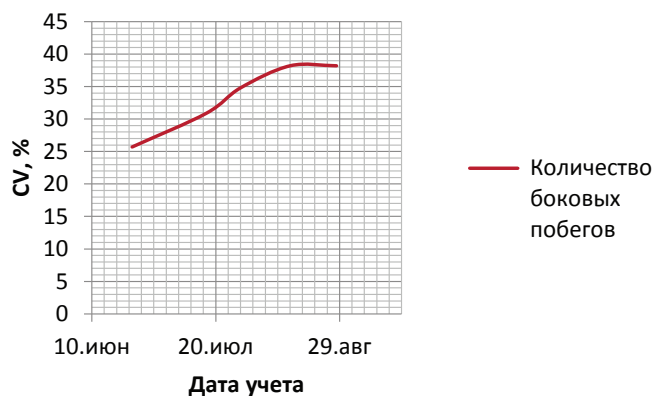


Рис. 1. Онтогенетическая тактика стабилизации на примере количества боковых побегов *Ambrosia trifida*

Второй тип тактики — тактика конвергенции, в процессе реализации которой уровень варьирования параметров падает. Это характерно для высоты стебля, длины главного корня, числа мужских корзинок (рис. 2).

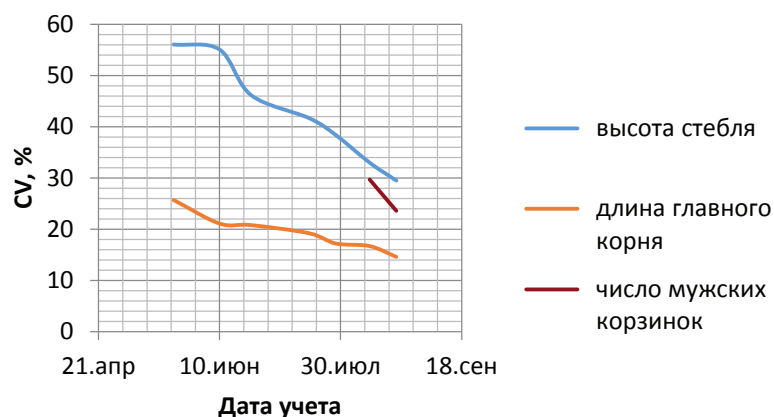


Рис. 2. Онтогенетическая тактика конвергенции на примере отдельных признаков *Ambrosia trifida*

Третьим типом тактики (тактика дивергенции) характеризуются количество листьев, длина листа и ширина листа, длина соцветия, число женских цветков, которые увеличивают свое варьирование в течение онтогенеза (рис. 3).

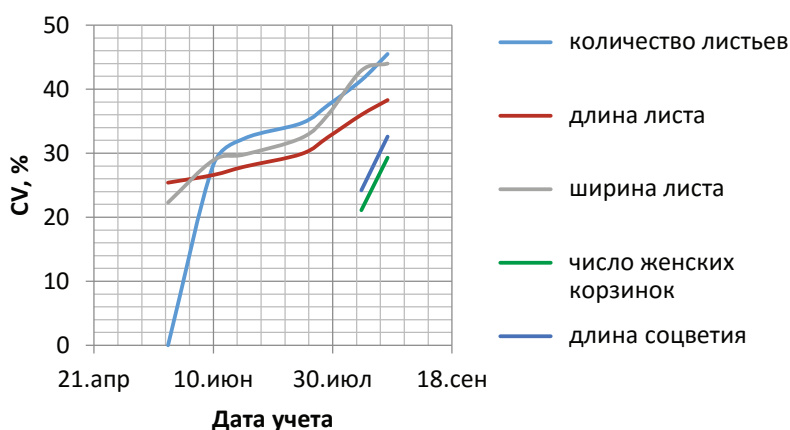


Рис. 3. Онтогенетическая тактика дивергенции на примере отдельных признаков *Ambrosia trifida*

Четвертый тип тактики — неопределенные изменения амплитуды варьирования параметра. Такая тактика характерна для диаметра стебля и длины бокового корня (рис. 4).

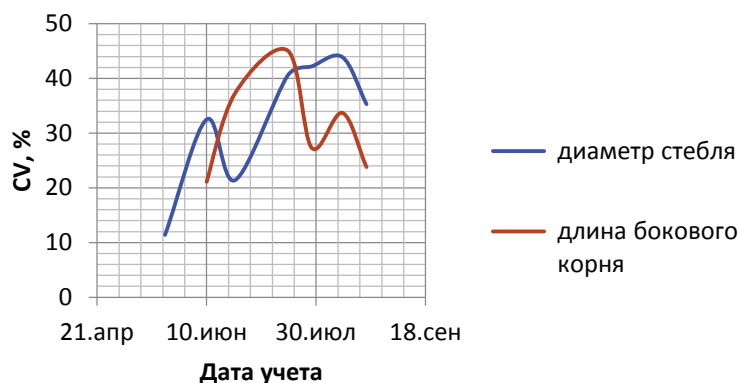


Рис. 4. Неопределенная онтогенетическая тактика на примере отдельных признаков *Ambrosia trifida*

В результате проведенных исследований установлено, что для вегетативных органов *A. trifida* характерны все четыре модели тактик онтогенеза, а для генеративных органов — две модели тактик: дивергенция и конвергенция. Кроме того, сам процесс индивидуального развития (онтогенез) *A. trifida* проходит в течение 1 года по неполноценному типу. Выделены три онтогенетических периода и шесть онтогенетических состояний растений: латентный период (период покоящихся семян), виргинильный период (р, j, im и v растения), генеративный период (растения g1, g2 и g3). Полученные данные по изучению параметров морфогенеза позволили подразделить виргинильное состояние на два возрастных состояния (v1 и v2), что обусловлено набором качественных морфологических изменений. Постгенеративный (сенильный) период не был выделен в силу отмирания амброзии трехраздельной после плодоношения.

Список использованной литературы

1. Абрамова Л. М. *Ambrosia artemisiifolia* и *Ambrosia trifida* (Asteraceae) на юго-западе Республики Башкортостан // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 1. С. 66—74.
2. Абрамова Л. М. Классификация сообществ с участием инвазивных видов. I. Сообщества с участием видов из рода *Ambrosia* L. // Растительность России. 2011. № 19. С. 3—29.
3. Ануфриев О. Н. Инвазивные виды семейства Asteraceae Dumort. в Башкирском Предуралье: распространение, биология и контроль численности : дис. ... канд. биол. наук. Стерлитамак, 2008. 149 с.
4. Бобкина Е. М., Сенатор С. А., Саксонов С. В. К вопросу об истории расселения видов рода *Ambrosia* (*Ambrosia* L.) в Среднем Поволжье // Аграрная Россия. 2009. № 6. С. 40—42.
5. Гельтман Д. В. О понятии «инвазионный вид» в применении к сосудистым растениям // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 8.
6. Есина А. Г. *Ambrosia trifida* L. в Предуралье Республики Башкортостан: распространение, эколого-фитоценотическая и популяционная характеристика : дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2009. 185 с.
7. Есипенко Л. П. О биологии и распространении *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) в условиях Приморского края // Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 2. С. 276—279.
8. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
9. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань : Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
10. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. : Наука, 1972. 276 с.
11. Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Адвентивизация растительности: инвазивные виды и инвазибельность сообществ // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121, № 6. С. 550—562.
12. Пикалова Е. В., Сафонов М. А. *Ambrosia trifida* L. в степной зоне Южного Урала // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2014. № 4 (12). С. 82—85. URL: http://vestospu.ru/archive/2014/articles/7_12_2014.pdf.
13. Чичев А. В. «Флористическое загрязнение» Подмосковья // Состояние, перспективы изучения и проблемы охраны природных территорий Московской области. М., 1988. С. 69—70.

Поступила в редакцию 08.07.2015 г.

Пикалова Екатерина Васильевна, аспирант

Оренбургский государственный педагогический университет

Российская Федерация, 460014, г. Оренбург, ул. Советская, 19

E-mail: pikalova.e.v@mail.ru

UDC 581.524.2 (470.56)

E. V. Pikalova

Ontogenetic tactics of *Ambrosia trifida* L. in Orenburg

The article represents the results of studying ontogenesis of *Ambrosia trifida* L. in Orenburg. One can classify 3 periods and 6 age states. The paper defines the variation range of morphometric parameters for each stage of ontogenesis with the same coefficient of variation. Vegetative organs are characterized by low and very high level of variability, and generative organs are characterized by the increased level and the high level of variability. Besides, the author distinguishes and characterizes four ontogenetic tactics of variation of morphometric parameters of this species. They reflect individually physiological features that keep the species population in optimal state for the phytocenosis.

Key words: ontogenesis, *Ambrosia trifida* L., variation coefficient, morphometric parameters, cenopopulation.

Pikalova Ekaterina Vasilievna, Postgraduate student
Orenburg State Pedagogical University
Russian Federation, 460014, Orenburg, ul. Sovetskaya, 19
E-mail: pikalova.e.v@mail.ru

References

1. Abramova L. M. *Ambrosia artemisiifolia* i *Ambrosia trifida* (Asteraceae) na yugo-zapade Respubliki Bashkortostan [*Ambrosia artemisiifolia* and *A. trifida* (Asteraceae) in the south-west of the Republic Bashkortostan]. *Botanical Journal*, 1997, vol. 82, no 1, pp. 66-74.
2. Abramova L. M. Klassifikatsiya soobshchestv s uchastiem invazivnykh vidov. I. Soobshchestva s uchastiem vidov iz roda *Ambrosia* L. [Classification of communities with invasive species in the Southern Urals. I. Communities with *Ambrosia* species]. *Vegetation Russia*, 2011, no 19, pp. 3-29.
3. Anufriev O. N. *Invazivnye vidy semeystva Asteraceae Dumort. v Bashkirskom Preduralye: rasprostraneniye, biologiya i kontrol chislennosti: dis. ... kand. biol. nauk* [Invasive species of the family Asteraceae Dumort. in the Bashkir Cisurals: distribution, biology and population control. Cand. Diss.]. Sterlitamak, 2008. 149 p.
4. Bobkina E. M., Senator S. A., Saksonov S. V. K voprosu ob istorii rasseleniya vidov roda *Ambrosia* (*Ambrosia* L.) v Srednem Povolzhye [To the question on history of moving of kinds of *Ambrosia* L. at the Middle Volga Region]. *Agricultural Russia*, 2009, no 6, pp. 40-42.
5. Geltman D. V. O ponyatii "invazionnyy vid" v primenenii k sosudistym rasteniyam [The term "invasive species" as applied to the vascular plants]. *Botanical Journal*, 2006, vol. 91, no 8.
6. Esina A. G. *Ambrosia trifida* L. v Preduralye Respubliki Bashkortostan: rasprostraneniye, ekologo-fitotsenoticheskaya i populyatsionnaya kharakteristika: dis. ... kand. biol. nauk [Ambrosia trifida L. in Republic of Bashkortostan of the Ural region: distribution, ecological, phytocoenotic and population characteristics. Cand. Diss.]. Ufa, 2009. 185 s.
7. Esipenko L. P. O biologii i rasprostraneniye *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) v usloviyakh Primorskogo kraya [On biology and dissemination of *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) in the conditions of Primorsky Territory]. *Botanical Journal*, 1991, vol. 76, no 2, pp. 276-279.
8. Zaytsev G. N. *Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike* [Mathematical Statistics in experimental botany]. Moscow, 1984. 424 p.
9. Zlobin Yu. A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rasteniy* [Principles and methods for the study of coenotic plant populations]. Kazan, 1989. 146 p.
10. Mamaev S. A. *Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy* [Forms of intraspecific variation of woody plants]. Moscow, 1972. 276 p.
11. Mirkin B. M., Naumova L. G. Adventivizatsiya rastitelnosti: invazivnye vidy i invazibelnost soobshchestv [Adventitious vegetation: invasive species and communities]. *Successes of modern biology*, 2001, vol. 121, no 6, pp. 550-562.
12. Pikalova E. V., Safonov M. A. *Ambrosia trifida* L. v stepnoy zone Yuzhnogo Urala [Ambrosia trifida L. in the steppe zone of Southern Urals]. *Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo universiteta. Elektronnyy nauchnyy zhurnal - Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal*, 2014, no 4 (12), pp. 82-85. (In Russ.). Available at: http://vestospu.ru/archive/2014/articles/7_12_2014.pdf.
13. Chichev A. V. "Floristicheskoe zagryazneniye" Podmoskovya ["Floral pollution" Greater Moscow Area]. In: *Status and prospects of study and problems of protection of natural areas of the Moscow region*. Moscow, 1988, pp. 69-70.