

ЕЛЕНА ЛЕОНИДОВНА РОХЛОВА

аспирант кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
rokhlova@gmail.com

ГАЛИНА СТАНИСЛАВОВНА АНТИПИНА

доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)
antipina@petrsu.ru

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ДИЧАЮЩИХ ИЗ КУЛЬТУРЫ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ*

Одним из показателей жизнеспособности интродуцентов является семенная продуктивность. Цель работы – изучение показателей семенного возобновления дичающих из культуры травянистых интродуцентов в условиях севера и оценка их потенциальной инвазионности. Исследование выполнено на примере *Echinocystis lobata* (Michaux) Torr. & A. Gray, *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Xanthoxalis stricta* (L.) Small, *Symphytum asperum* Lepech., *Calendula officinalis* L., *Centaurea montana* L., *Helianthus tuberosus* L., которые часто культивируются в регионе как декоративные растения. Высоким показателем семенной продуктивности побега характеризуется *Xanthoxalis stricta* (в среднем 1096,2 семян при всхожести 14,8 %). Для других видов этот показатель составляет: *Helianthus tuberosus* – 249,0 (всхожесть 17,9 %); *Lupinus polyphyllus* – 184,8 (70,2 %); *Calendula officinalis* – 172,8 (36,4 %); *Echinocystis lobata* – 164,7 (40,1 %); *Symphytum asperum* – 107,4 (25,3 %); *Centaurea montana* – 14,4 (40,3 %). Из семян, сформировавшихся на одном побеге (с учетом всхожести семян), на следующий год развиваются от 6 (*Centaurea montana*) до 128 (*Lupinus polyphyllus*) и 164 (*Xanthoxalis stricta*) молодых растений, из которых до генеративного состояния доходят 10–50 %. Показатели семенного возобновления *Xanthoxalis stricta* и *Lupinus polyphyllus* близки к показателям инвазионного для Карелии вида *Impatiens glandulifera* Royle. *Xanthoxalis stricta* распространяется преимущественно по культурным участкам, *Lupinus polyphyllus* расселяется по нарушенным и вторичным местообитаниям. Исследованные виды характеризуются устойчивым семенным возобновлением в условиях севера, но возможности его недостаточны для их широкого распространения из мест возделывания и перехода в категорию инвазионных видов. Как потенциально инвазионный вид можно рассматривать *Lupinus polyphyllus*.

Ключевые слова: инвазионные виды растений, семенное размножение, семенная продуктивность

В настоящее время во всем мире натурализация растений-интродуцентов находится под пристальным вниманием ботаников и экологов, так как этот процесс может привести к инвазиям чужеродных видов, изменению местных экосистем, вытеснению аборигенных видов [3], [10]. Одним из главных показателей жизнеспособности растений в различных условиях является семенная продуктивность как составляющая репродуктивного процесса [4], [11].

Инвазионными для Карелии видами – «беглецами из культуры» среди травянистых растений являются два вида: *Impatiens glandulifera* Royle – недотрога железистая и *Heracleum sosnovskyi* Manden. – борщевик Сосновского. Эти растения широко распространены по синантропным местообитаниям [9] и могут рассматриваться как виды-трансформеры, изменяющие состав и структуру фитоценозов.

Целью данной работы является изучение показателей семенного размножения дичающих из

культуры видов растений и оценка их потенциальной инвазионности.

Исследование выполнено в 2011–2013 годах в Южной Карелии (продолжительность вегетационного периода 153–160 дней, среднегодовое количество осадков 650–725 мм, среднегодовая температура 2,5–3,5 °С, средняя температура января –9,5 °С, июля 16,5 °С) [7].

В качестве модельных объектов выбраны семь видов травянистых интродуцентов. Они достаточно часто выращиваются в открытом грунте во дворах, на приусадебных и дачных участках и дичают из культуры, распространяются по культурным и нарушенным участкам. Эти виды относятся к адвентивной фракции региональной флоры, являются эунеофитами (выявлены на территории в последние 20–30 лет) и эргазиофитофитами (дичают из культуры).

Семенное размножение изучено на примере следующих видов (виды приведены в систематическом порядке):

1. *Echinocystis lobata* (Michaux) Torr. & A. Gray (эхиноцистис лопатнолистный, семейство *Cucurbitaceae* – Тыквовые) – североамериканский, южно-умеренный вид, однолетник, терофит [8]. Соцветие – метелка, плод – тыква.

2. *Lupinus polyphyllus* Lindl. (люпин многолистный, семейство *Fabaceae* – Бобовые) – североамериканский, умеренный вид, многолетник, гемикриптофит [8]. Соцветие – кисть, плод – боб.

3. *Xanthoxalis stricta* (L.) Small (желтокислица прямостоячая, семейство *Oxalidaceae* – Кислицевые) – восточноазиатский-североамериканский, южно-умеренный вид [8], многолетник, криптофит. Соцветие цимозное верхушечное, плод – коробочка.

4. *Symphytum asperum* Lepech. (окопник жестковолосистый, семейство *Boraginaceae* – Бурачниковые) – азиатский, южно-умеренный вид, многолетник, гемикриптофит [8]. Соцветие – завиток, плод – ценобий, распадающийся на четыре односеменных зрета (орешка).

5. *Calendula officinalis* L. (календула лекарственная, ноготки, семейство *Asteraceae* – Астровые) – европейский, южно-умеренный вид, однолетник, терофит [8]. Соцветие – гетерогамная корзинка, плод – семянка.

6. *Centaurea montana* L. (василек горный, семейство *Asteraceae* – Астровые) – европейский, южно-умеренный вид, многолетник, криптофит [8]. Соцветие – гетерогамная корзинка, плод – семянка.

7. *Helianthus tuberosus* L. (подсолнечник клубненосный, топинамбур, семейство *Asteraceae* – Астровые) – североамериканский, умеренный вид [8], многолетник, криптофит. Соцветие – гетерогамная корзинка, плод – семянка.

В местах произрастания видов были заложены учетные площадки размером 1 x 1 м², по 10 площадок на каждый вид [6]. Для изучения семенного размножения на каждой учетной площадке выбирали по одному генеративному побегу (выборка – 10 побегов), у которых определяли следующие показатели: число соцветий на побеге, число цветков в соцветии, число цветков на побеге, число плодов и семян в соцветии и на побеге. Всхожесть семян определялась по стандартной методике [5]. Латинские и русские названия приведены по Н. Н. Цвелеву [8]. Значимость различий показателей средней семенной продуктивности определяли с помощью критерия Стьюдента при доверительном интервале 0,05 и достоверности 95 %.

Некоторые показатели семенного размножения представлены в таблице и на рисунке.

Максимальной семенной продуктивностью среди исследованных видов выделяется желтокислица: каждая коробочка содержит до 26 мелких семян (в среднем 1096,2 семян на побеге). Семенная продуктивность трех исследованных растений (эхиноцистис, люпин, календула) (в среднем соответственно 164,7, 184,8 и 172,8

Показатели семенного размножения

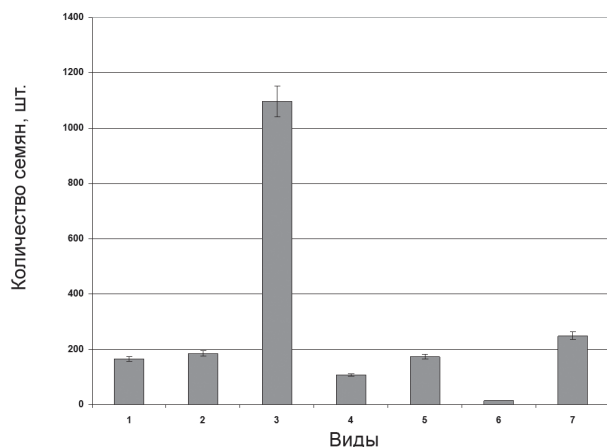
Виды	Количество, шт. / побег			Всхожесть семян, %
	соцветий	цветков, формирующих плоды и семена	плодов	
<i>Echinocystis lobata</i>	43,2 ± 1,5	78,1 ± 2,9	41,2 ± 1,8	40,1
<i>Lupinus polyphyllus</i>	1	105,5 ± 10,1	42,4 ± 2,4	70,2
<i>Xanthoxalis stricta</i>	12,9 ± 1,3	46,1 ± 8,8	42,0 ± 8,3	14,8
<i>Symphytum asperum</i>	44,9 ± 6,7	987,7 ± 14,6	107,4 ± 1,4	25,3
<i>Calendula officinalis</i>	5,9 ± 3,3	214,0 ± 59,5	172,8 ± 49,5	36,4
<i>Centaurea montana</i>	1	37,4 ± 1,2	14,4 ± 2,5	40,3
<i>Helianthus tuberosus</i>	9,8 ± 3,1	541,3 ± 26,5	249,0 ± 57,1	17,9

Примечание. 1. Плоды и семена формируют: у *Lupinus polyphyllus*, *Xanthoxalis stricta*, *Symphytum asperum* – все цветки, у *Echinocystis lobata* – женские цветки, у *Calendula officinalis*, *Centaurea montana*, *Helianthus tuberosus* – трубчатые цветки гетерогамной корзинки; 2. Для *Symphytum asperum* приведены данные о количестве зрета (орешков).

семян) значимо не различается. Различия средних показателей семенной продуктивности составляют (Тэ – эмпирическое значение критерия Стьюдента, Тт – табличное значение критерия Стьюдента, df – число степеней свободы): люпин и календула – Тэ 0,22 < Тт 2,06, df = 24; календула и эхиноцистис – Тэ 0,16 < Тт 2,04, df = 28; люпин и эхиноцистис – Тэ 0,89 < Тт 2,14, df = 14. Соответственно, различия между средними показателями семенной продуктивности этих видов не значимы.

На одном побеге окопника в среднем формируется 107,4, на одном побеге топинамбура – 249,0 семян (см. рисунок). Низкая семенная продуктивность василка (14,4 семян) связана с тем, что побег несет единственное соцветие – корзинку с небольшим количеством трубчатых цветков.

Реализация потенциальной семенной продуктивности (она соответствует количеству семязачатков) происходит при формировании семян. Важность этого показателя демонстрирует, например, окопник жестковолосистый. Он характеризуется максимальной среди исследованных видов потенциальной семенной продуктивностью (в каждом цветке 4 семязачатка, потенциально побег может дать около 4000 семян). Однако основная часть семязачатков (почти 97 %) не формирует семян, и фактическая семенная продуктивность побега составляет лишь около 100 семян (см. таблицу, рисунок). Это явление может быть обусловлено неполным развитием генеративных клеток, несостоявшим-



Семенная продуктивность побега: 1 – *Echinocystis lobata*, 2 – *Lupinus polyphyllus*, 3 – *Xanthoxalis stricta*, 4 – *Symphytum asperum*, 5 – *Calendula officinalis*, 6 – *Centaurea montana*, 7 – *Helianthus tuberosus*

ся опылением, самостерильностью и другими причинами.

Всхожесть семян у исследованных видов (за исключением люпина) можно оценить как низкую или среднюю (см. таблицу).

Из семян, сформировавшихся на одном побеге (с учетом всхожести семян), на следующий год развиваются от 6 (василек) до 128 (люпин) и 164 (желтокислица) проростков. Однако не более половины из них доживают до генеративного состояния, так как основная часть проростков гибнет от различных причин, главной из которых являются весенние заморозки.

По интенсивности семенного возобновления выделяются два вида: желтокислица прямостоячая и люпин многолистный. У желтокислицы это обусловлено высокой семенной продуктивностью побега (около 1100 семян) при небольшой всхожести семян – около 15 %, тогда как у люпина, наоборот, сочетанием сравнительно невысокой семенной продуктивности (около 200 семян) и высокой всхожести семян (около 70 %). Эти показатели, по всей вероятности, отражают разные жизненные стратегии дичающих видов. Желтокислица – эксплерент, она способна быстро распространяться по культурным и нарушенным участкам, однако не выдерживает конкуренции с другими видами. Люпин реализует жизненную стратегию, близкую к виолентам, может становиться доминантным видом на вторичных участках, увеличивая численность и постепенно расширяя занимаемую площадь.

* Работа выполнена при поддержке Программы стратегического развития ПетрГУ в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской деятельности на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреев Г. Н. Об уровнях жизненности интродуцентов // Ботанические исследования в Субарктике. Апатиты, 1974. С. 61–70.
2. Антипина Г. С., Шуйская Е. А., Гнатюк Е. П., Рохлова Е. Л. Аннотированный список интродуцированных видов травянистых растений, культивируемых в городе Петрозаводске // Hortus botanicus. 2012. № 7 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://hb.karelia.ru>

По классификации уровней жизненности интродуцированных растений на севере России [1], все исследованные виды можно отнести к пятому уровню жизненности: растения завершают полный цикл развития, самостоятельно размножаются семенным путем на культурных и нарушенных участках.

Для оценки потенциальной инвазионности исследованных видов проведено сравнение семенной продуктивности этих видов и инвазионного для Карелии вида недотроги железистой. В селитебных местообитаниях семенная продуктивность одного побега недотроги железистой составляет около 300 семян при всхожести 60 % [9].

Показатели семенного возобновления (количество новых растений семенного происхождения, которое может дать один побег) эхиноцисти-са, окопника, календулы, топинамбура, василька достоверно ниже, чем у недотроги железистой.

У двух исследованных видов – люпина многолистного и желтокислицы прямостоячей – показатели семенного возобновления достоверно не отличаются от аналогичных данных для недотроги железистой. Различия средних показателей семенного возобновления составляют: люпин и недотрога – $T_э 0,84 < T_т 2,14$, $df = 124$; желтокислица и недотрога – $T_э 0,13 < T_т 2,10$, $df = 18$.

При этом желтокислица распространяется преимущественно по открытым возделываемым участкам, так как растения плохо переносят затенение и задержание почвы. Люпин, наоборот, в последние годы расселяется в Карелии вдоль автомобильных и железных дорог, постепенно входит в состав нарушенных естественных растительных сообществ.

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что люпин многолистный при продвижении на север сохраняет высокий инвазионный потенциал. Систематические наблюдения за распространением люпина в ближайшие 10–15 лет позволят оценить, насколько он будет реализован в условиях Карелии.

Таким образом, исследованные травянистые растения, интродуцированные в условиях Южной Карелии, характеризуются устойчивым семенным возобновлением. Однако возможности его (формирование, количество и всхожесть семян) недостаточны для широкого распространения видов с мест возделывания и перехода в категорию инвазионных видов. Как потенциально инвазионный для Карелии вид можно рассматривать *Lupinus polyphyllus* – люпин многолистный.

3. Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
4. Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
5. ГОСТ 24933.2-81. Семена цветочных культур. Методы определения всхожести и энергии прорастания от 01.07.1987 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://vsegost.com/Catalog/13/13865.shtml>
6. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб.: Изд-во СПбГУ, 1997. 205 с.
7. Назарова Л. Е. Климат // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2003. С. 6–8.
8. Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
9. Шуйская Е. А., Антипина Г. С. Семенная продуктивность недотроги железистой (*Impatiens glandulifera* Royle) в Южной Карелии // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. 2009. № 14. С. 151–156.
10. Mooney H. A., Hobbs R. J. (Eds.) Invasive Species in a Changing World. Washington, D.C.: Island Press, 2000. 456 p.
11. Richardson D. M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M. G., Panetta F. D., West C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distribution. 2000. Vol. 6. P. 93–107.

Rokhlova E. L., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
Antipina G. S., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

SEED REPRODUCTION OF RUNNING WILD PLANT SPECIES IN CONDITIONS OF SOUTHERN KARELIA

One of the indicators of introducents' vitality is seed production. We studied indicators of seed reproduction in herbaceous species, which are becoming wild in the north, and their invasive possibility. The model objects were *Echinocystis lobata* (Michaux) Torr. & A. Gray, *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Xanthoxalis stricta* (L.) Small, *Symphytum asperum* Lepech., *Calendula officinalis* L., *Centaurea montana* L., *Helianthus tuberosus* L. These species are often cultivated as adornment plants in the region. We found out that *Xanthoxalis stricta* had the highest rate of seed production (average 1096,2 seeds, germination is 14,8 %). For other species those indices were: *Helianthus tuberosus* – 249,0 (germination 17,9 %); *Lupinus polyphyllus* – 184,8 (70,2 %); *Calendula officinalis* – 172,8 (36,4 %); *Echinocystis lobata* – 164,7 (40,1 %); *Symphytum asperum* – 107,4 (25,3 %); *Centaurea montana* – 14,4 (40,3 %). The indices of seed reproduction of *Xanthoxalis stricta* and *Lupinus polyphyllus* are close to that of *Impatiens glandulifera* Royle. (invasive species for Karelia). *Xanthoxalis stricta* spreads primarily on cultural sites, *Lupinus polyphyllus* settles on disturbed and secondary habitats. The model species have steady seed reproduction in northern conditions. But this capacity is not sufficient for wide dissemination from places of cultivation and, therefore, for transition into the category of invasive species. *Lupinus polyphyllus* can be considered potentially invasive species.

Key words: invasive species of plants, seed breeding, seed production

REFERENCES

1. Andreev G. N. About the levels of introducents vitality [Ob urovnyakh zhiznennosti introdutsentov]. *Botanicheskie issledovaniya v Subarktike* [Botanical research in the Subarctic]. Apatity, 1974. P. 61–70.
2. Antipina G. S., Shuyskaya E. A., Gnatyuk E. P., Rokhlova E. L. Annotated list of introduced species of herbaceous plants cultivated in Petrozavodsk [Annotirovanny spisok introdutsirovannykh vidov travyanistykh rasteniy, kul'tiviruemykh v gorode Petrozavodske]. *Hortus botanicus*. 2012. № 7. Available at: <http://hb.karelia.ru>
3. Vaynagiy I. V. On research methodology of seed production in plants [O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1974. Vol. 59. № 6. P. 826–831.
4. Vinogradova Yu. K., Mayorov S. R., Khorun L. V. *Chernaya kniga flory Sredney Rossii* [The Black Book of the flora of Central Russia]. Moscow, GEOS Publ., 2010. 512 p.
5. GOST 24933.2-81. *Semena tsvetochnykh kul'tur. Metody opredeleniya vskhozhesti i energii prorstaniya ot 01.07.1987* [GOST 24933.2-81. Flower seeds. Methods for determination of germination and seedling vigor of 01.07.1987]. Available at: <http://vsegost.com/Catalog/13/13865.shtml>
6. Ipatov V. S., Kirikova L. A. *Fitotsenologiya* [The phytosociology]. St. Petersburg, SPbSU Publ., 1997. 205 p.
7. Nazarova L. E. Climate [Climat]. *Raznoobrazie bioty Karelii: usloviya formirovaniya, soobshchestva, vidy* [The diversity of biota of Karelia: conditions of formation, cenosis, species]. Petrozavodsk, KarSC Publ., 2003. P. 6–8.
8. Tsvelev N. N. *Opredelitel' sosudytykh rasteniy Severo-Zapadnoy Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti)* [The field guide of vascular plants of the North-Western Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod Regions)]. St. Petersburg, SPbSPbA Publ., 2000. 781 p.
9. Shuyskaya E. A., Antipina G. S. Seed productivity of *Impatiens glandulifera* Royle in South Karelia [Semennaya produktivnost' nedotrogi zhelezistoy (*Impatiens glandulifera* Royle) v Yuzhnoy Karelii]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya* [Bulletin of the Tver State University. Series: Biology and Ecology]. 2009. № 14. P. 151–156.
10. Mooney H. A., Hobbs R. J. (Eds.) Invasive Species in a Changing World. Washington, D.C.: Island Press, 2000. 456 p.
11. Richardson D. M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M. G., Panetta F. D., West C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and distribution. 2000. Vol. 6. P. 93–107.

Поступила в редакцию 17.01.2014