

ЭКОЛОГИЯ

ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CHAEROPHYLLUM AUREUM* L. — ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА ЗОНТИЧНЫХ СРЕДНЕЙ РОССИИ ВО ВТОРИЧНОМ АРЕАЛЕ (МОСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

С.Е. Петрова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Ленинские горы, 1, ГСП-1, Москва, Россия, 119991

Изучен онтогенез, возрастная структура ценопопуляций и потенциальная семенная продуктивность активно распространяющегося на территории средней полосы России чужеродного вида зонтичных *Chaerophyllum aureum*. В большом жизненном цикле *C. aureum* выделено восемь возрастных состояний. Онтогенетический спектр ценопопуляций близок к бимодальному, однако максимальный пик отмечается на зрелых генеративных особях. Для вида характерна хорошая всхожесть семян, но высокая смертность молодых растений; самоподдержание популяций обусловлено в значительной степени большой продолжительностью генеративного периода. В среднем на побеге образуется около 3635 цветков, потенциальная семенная продуктивность составляет 7270 семязачатков на побег. Среднее число завязывающихся и в дальнейшем полноценно развивающихся плодов — 836, около 17% от числа сформированных на побеге цветков. Сделано предположение, что основными факторами, способными сдерживать быстрое распространение *C. aureum* во вторичном ареале, могут быть высокая смертность пре-генеративных особей, низкая реальная семенная продуктивность из-за наличия не только обоеполых, но также и мужских неплодущих цветков, значительной повреждаемости цветков и плодов, а также в большинстве случаев отсутствие в почве многолетнего банка семян.

Ключевые слова: *Chaerophyllum aureum*, Umbelliferae, фитоинвазии, онтогенез, популяция, возрастной состав, онтогенетический спектр, потенциальная семенная продуктивность.

Chaerophyllum aureum — бутень золотистый, чужеродный для средней полосы России вид из семейства зонтичных (Umbelliferae). Первичный ареал его охватывает Кавказ, Среднюю и атлантическую Европу, Средиземноморье, Малайзию, Иран [8]. На Западном Кавказе природными местообитаниями являются опушки лиственных и смешанных лесов, разнотравно-злаковые субальпийские луга у верхней границы леса в горах [5]. К настоящему времени данный вид стал все чаще встречаться в разных регионах европейской части России. Отдельные экземпляры, а также значительные по площади популяции *C. aureum* отмечены в Ленинградской области, республике Карелия, Тверской, Московской, Тамбовской,

Курской, Ростовской, Саратовской областях, республики Башкирия, где он встречается близ железных дорог и у домов, в разреженных лесах и парках, на лесных полянах и опушках [5; 2] (более точные данные по распространению вида в средней России готовятся к публикации). На наш взгляд, в настоящее время требуется пристальное внимание к *S. aureum*, который может стать активным инвазионным видом на территории средней России. В частности, уже сейчас А.П. Сухоруков относит *S. aureum* к «представителям нового поколения неофитов» [10]. В связи с этим актуальным становится всесторонний анализ биологии данного вида как на организменном, так и на популяционном уровнях.

В настоящей работе представлены результаты изучения онтогенеза *S. aureum*, а также возрастного состава его ценопопуляций в Московской области с целью выявления признаков, позволяющих виду активно натурализоваться на новых территориях.

Методы и материалы исследования

Наблюдения за *Chaerophyllum aureum* проводили 14–18 июля 2013, 2014 гг. и 15–16 августа 2014 г. в окрестностях г. Звенигорода Московской области на при-террасной части р. Сторожки близ Саввино-Сторожевского монастыря, где вид образует значительную по площади популяцию.

Изучали морфологическое строение разновозрастных особей *S. aureum*. Анализировали не менее восьми растений каждой возрастной группы. Периодизацию онтогенеза проводили по методике, разработанной Т.А. Работновым [6], а также на основе критериев, предложенных в Онтогенетическом атласе растений [3], диагнозах и ключах возрастных состояний луговых растений [1]. Изучение возрастного состава ценопопуляций, а также выделение онтогенетических спектров и общая характеристика популяций основаны на общепринятой методике [9; 7].

Для статистических подсчетов из единой большой популяции были выбраны три ценопопуляции в трех разных фитоценозах. Ценопопуляция-1 площадью 200 × 280 см и ценопопуляция-2 площадью 150 × 100 см располагаются на правом берегу реки — вдоль поля и регулярно косимого луга, ценопопуляция-3 площадью 300 × 200 см — на левом берегу, от прибрежного ивняка вверх по склону к стенам Саввино-Сторожевского монастыря. Всего изучено 246 особей. Для подсчета цветков, плодов и потенциальной семенной продуктивности брали три–пять растений.

Результаты исследования

Онтогенез

Латентный период. Семя 6–8,5 мм длиной, большую его часть занимает эндосперм, зародыш прямой относительно мелкий, 0,35–0,95 мм длиной, дифференцирован на осевую часть (гипокотиль и зародышевый корешок) и две хорошо развитые, несколько превышающие ее по длине семядоли, почечка представлена меристематическими клетками.

Виргинильный период. На рисунке 1 изображены разновозрастные особи *Chaerophyllum aureum*. Проростки (рис. 1, а) состоят из двух семядолей, гипокот-

тиля 13—15 мм длиной и слабо развитого около 40—50 мм длиной главного корня. Семядольная пластинка ланцетная 13—14,5 мм длиной, около 1,5 мм шириной, оттянута в черешок длиной 20—25 мм.

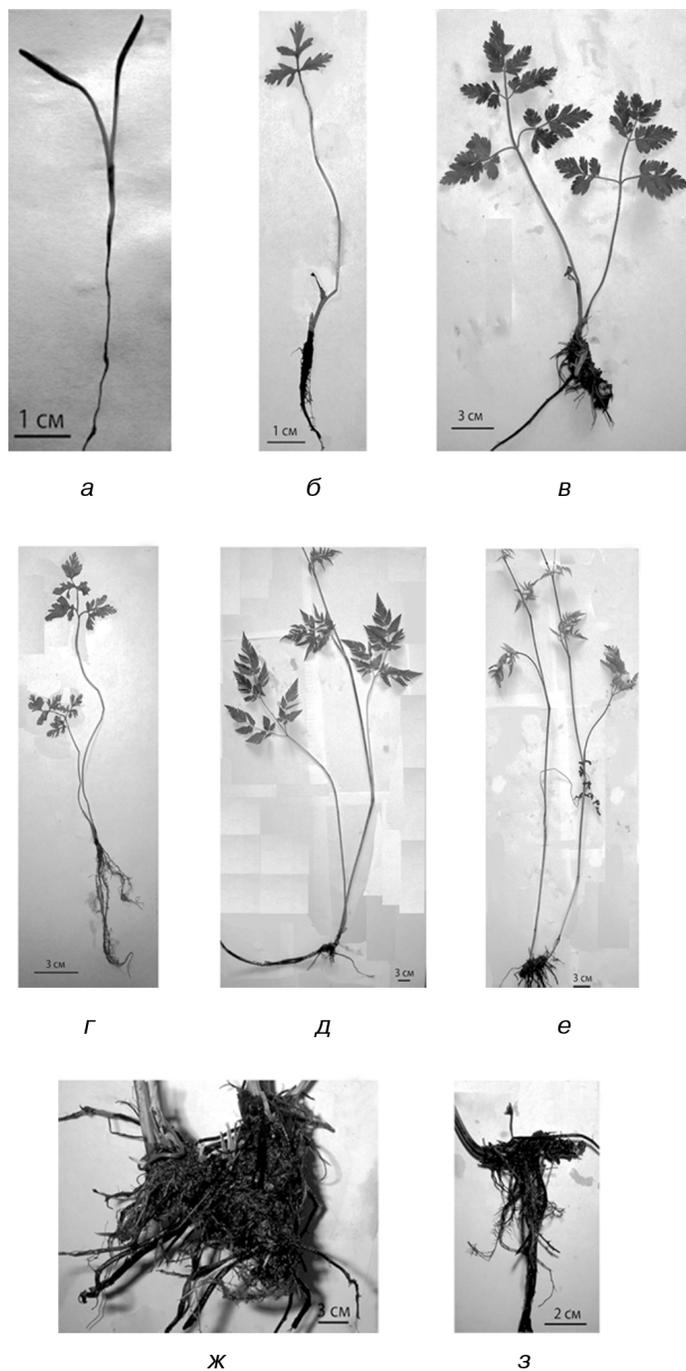


Рис. 1. Разновозрастные особи *Chaerophyllum aureum*: а — проросток, б — ювенильное растение, в — взрослое вегетативное растение, г — имматурное растение, д — молодое генеративное растение, е — средневозрастное генеративное растение, ж — корневище старого генеративного растения, з — подземные органы партикулы

Ювенильные растения (см. рис. 1, б) имеют розеточный побег с двумя-тремя первыми листьями, длинночерешковыми с трехраздельной или трехрассеченной (тройчатосложной) пластинкой. В подземной сфере сохраняется главный корень, который к этому времени начинает интенсивно ветвиться, гипокотиль слегка утолщается.

Имматурные растения (см. рис. 1, г) имеют розеточный моноподиально нарастающий побег из четырех—шести (восьми) листьев; два первых листа бесчерешковые с редуцированной сидящей на влагалище пластинкой; далее следует черешковый (черешок около 11 мм длиной) лист с развитой (около 25×30 мм) пластинкой, включающей два листочка первого порядка и непарный верхушечный тройчатораздельный листочек. У четвертого листа образуются три боковых листочка сложной пластинки. Каждый последующий лист имеет более крупную и расчлененную пластинку. Соответственно, у пятого листа три боковых листочка, у следующего четыре, у двух верхних по пять рассеченных боковых листочков первого порядка. Пластинки около 65–110×55–120 мм; черешки около 115–170 мм длиной.

Гипокотиль бежевого цвета, веретеновидно утолщенный, 3–4 мм в диаметре; главный корень разветвленный тонкий (его диаметр, как правило, не превышает диаметр наиболее мощного близлежащего бокового корня), углубляется в почву до 10 см. Имматурная фаза онтогенеза может длиться более одного вегетационного сезона, поэтому у имматурных растений второго года жизни в подземной сфере появляется так называемый резид — базальный участок прироста главного побега прошлого года, втянутый в почву за счет контрактильной деятельности подземных осей. Метамеры резиды одеты волокнистыми основаниями отмерших прошлогодних листьев, в пазухе одного из первых листьев имеется почка возобновления. Гипокотиль на второй год развития становится темно-коричневым, морщинистым и утолщается до 6–7 мм, на нем развиваются придаточные корни. Главный корень разветвленный, причем многие боковые и гипокотильные корни не отличаются по длине и толщине от главного. На главном и боковых корнях низших порядков часто образуются многочисленные бугорки с группами тонких коротких эфемерных корешков.

К середине июня второго года жизни некоторые особи переходят во взрослое вегетативное состояние, однако большая часть имеет более медленные темпы индивидуального развития и остается в имматурном состоянии.

Взрослые вегетативные растения (см. рис. 1, в) на начальных этапах развития представляют собой короткочерешково-стержнекорневые розеточные растения. Прикорневые листья в числе четыре-пять, с узким влагалищем, длинночерешковые, часто слабо опушенные, с дважды-трижды перистосложной в очертании треугольной пластинкой, с тремя-четырьмя боковыми листочками первого порядка, из которых нижние повторяют структуру всей пластинки, они короткочерешковые, имеют три-четыре боковых листочка второго порядка; конечные листочки являются элементарными структурными единицами сложной пластинки, они продолговатые или ланцетные с неравнобоким округлым или клиновидным основанием, острой верхушкой, по краю зубчатые, часто неравнолопастные. В пазухах листьев развиваются почки.

Корневище коричневое, несколько вздутое, с выраженными кольцевыми выступами, соответствующими узлам прошлогодних приростов монокарпического побега, и несколькими почками, наиболее крупные из которых находятся ближе к зеленым листьям. На корневище развиваются придаточные корни. Среди них можно выделить многолетние коричневые более или менее толстые, слабо оветвленные, идущие как косовертикально вглубь почвы, так и горизонтально или косовертикально вверх (отрицательно геотропично) в верхних почвенных горизонтах. На всем их протяжении образуются короткие эфемерные корешки второго порядка. Иногда один или несколько придаточных корней занимают лидирующее положение; такие корни значительно более длинные и, как правило, имеют метелковидную структуру, так как наибольшее число разветвлений приходится на их нижнюю треть. Помимо этого на корневище можно встретить более молодые тонкие беловатые, более интенсивно разветвленные придаточные корни. Главный корень около 5 мм в диаметре, длиной более 20 см, слабо оветвленный, нередко при основании раздвоенный на почти равнозначные оси, часто имеет горизонтальное простираие; иногда главный корень в этом возрастном состоянии отмирает.

На более поздних этапах развития, в год цветения (которое обычно наступает на втором—четвертом году жизни) монокарпический побег взрослого вегетативного растения преобразуются в удлиненный, при основании сохраняется лишь один-два рано опадающих прикорневых листа, далее формируются метамеры с удлиненными междоузлиями. Переход в генеративный период знаменуется началом ветвления, образованием репродуктивных осей и дифференциацией на их вершине флоральных бугорков бедующих парциальных соцветий.

Генеративный период. Молодые генеративные растения (см. рис. 1, *д*) имеют единственный удлиненный при основании, часто опушенный цветоносный побег около 60—100 см высотой, разветвленный обычно до 2—4 порядка по типу метелки из закрытых двойных зонтиков; всего до терминального соцветия развивается 8—10 листьев, из которых один или два прикорневых. Нижние листья по характеру расчлененности и опущения соответствуют таковым взрослых вегетативных растений. Выше вдоль побега листья становятся бесчерешковыми, сидящими на коротком узком влагалище, пластинки их имеют столько же боковых листочков, однако значительно более узких по сравнению с таковыми у нижележащих листьев. Пластинки самых верхних листьев маленькие.

Корневище чаще всего неразветвленное, слегка утолщенное с пятью—десятью придаточными корнями. Главный корень перестает нарастать апикально и вскоре отмирает. После первого цветения растения переходят к базисимподиальному возобновлению.

S. aureum в условиях Московской области является раннесреднелетнецветущим растением, цветет в июне—июле, плоды созревают в конце июля—августе.

Средневозрастные генеративные растения (см. рис. 1, *е*) включают от двух до пяти цветоносных побегов 100—120 см высотой, разветвленных до третьего—пятого порядка, и иногда два-три вегетативных побега. Корневище массивное, разветвленное 7—15 см в диаметре, сильно утолщенное, коричневое, с неровной бу-

гристой поверхностью и многочисленными кольцевыми складками. Ветви корневища косоортотропные. Особенности рельефа подземных побегов связаны с многочисленными элементами, развивающимися на разных стадиях функционирования корневища. Во-первых, имеется значительное число придаточных корней разного типа: множественных эфемерных, возникающих на каллусовидных бугорках, более толстых слабоветвленных многолетних, простертых косовертикально или горизонтально, а также тонких белесых, сильно щетинисто разветвленных корней, сохраняются также корни, приступившие к разрушению. Во-вторых, на корневище имеются остатки отмерших побегов прошлогодних лет, от которых не только сохраняются дупла или основания с несколькими нижними метамерами, но иногда и влагалища листьев. В-третьих, ближе к поверхности на выступах корневища, соответствующих узлам отмерших побегов, имеются спящие придаточные почки. Весь этот комплекс структур и создает весьма неоднозначный рельеф корневища. Следов от отмершего главного корня, как правило, не видно.

Старые генеративные растения могут иметь до 10 (21) цветоносных побегов 100–150 см высотой, разветвленных до третьего–пятого порядка, и до 13 вегетативных побегов. Корневище (см. рис. 1, ж) массивное, сильно разросшееся (иногда до 30–40 см в диаметре), состоящее из множества ветвей и отмерших остатков побегов прошлых лет. Придаточные корни многочисленны — как многолетние, слабо оветвленные в верхней части, так и молодые, сильно щетковидно ветвящиеся, а также тонкие короткие эфемерные. Многочисленные придаточные корни создают густую сеть, опутывающую корневище. На данном этапе развития растения приступают к партикуляции, в результате чего образуется рыхлый клон. От материнской особи отделяются слабо омоложенные или неомоложенные дочерние партикулы — раметы, включающие ветви корневища с вегетативными побегами и почками возобновления. Если рассматривать только надземные побеги таких рамет, то их можно принять за имматурные особи семенного происхождения. Однако в подземной сфере они имеют хорошо развитое корневище с придаточными корнями, которое чаще всего приобретает горизонтальное положение. Нередко один из придаточных корней сильно утолщается и ускоряет свой рост. Этот корень (см. рис. 1, з) формирует подобие стержнекорневой системы. Внимательное рассмотрение отделившихся особей показывает, что они еще достаточно долго могут функционировать и способны к неоднократному цветению. Нередко у партикул можно видеть только вегетативные побеги и дупла от отмершего генеративного побега прошлого года, что указывает на полицикличность их побегов (т.е. до цветения проходит больше двух лет). Надо отметить, что по общей мощности развития и числу цветоносных побегов старые генеративные особи не только не уступают средневозрастным генеративным, но и превосходят их.

Сенильный период. Сенильные растения не имеют цветоносных побегов, но формируют несколько очень слабых, часто этиолированных розеток. Ветви сильно разросшегося корневища материнской особи и партикул начинают отмирать, повсюду наблюдаются деструктивные процессы. Большая часть придаточных корней также находится на стадии отмирания.

Возрастная структура ценопопуляций

Возрастной состав ценопопуляций *C. aureum* анализировали в трех разных фитоценозах. Особи всех видов, составляющих изученные фитоценозы, в том числе *C. aureum*, формировали плотно сомкнутые крупнотравные заросли. Общее проективное покрытие по «кронам» составило почти 100%. Сообщества включали высокие мезотонно ветвящиеся виды, под их пологом почва на значительном расстоянии в более сухих условиях (ценопопуляции 1 и 2) была значительно оголена, в более влажных условиях (ценопопуляция 3) почва была занята покровными зелеными мхами.

Ценопопуляция 1 (рис. 2). В сумме 114 особей *C. aureum*: ювенильные (j) — 80, имматурные (im) — 1, молодые генеративные (g1) — 1, средневозрастные генеративные (g2) — 7, старые генеративные (g3) — 25. Старые генеративные особи нередко более мощные, чем средневозрастные: могут развивать до 3–10 цветочных побегов и одновременно до 8–13 вегетативных.

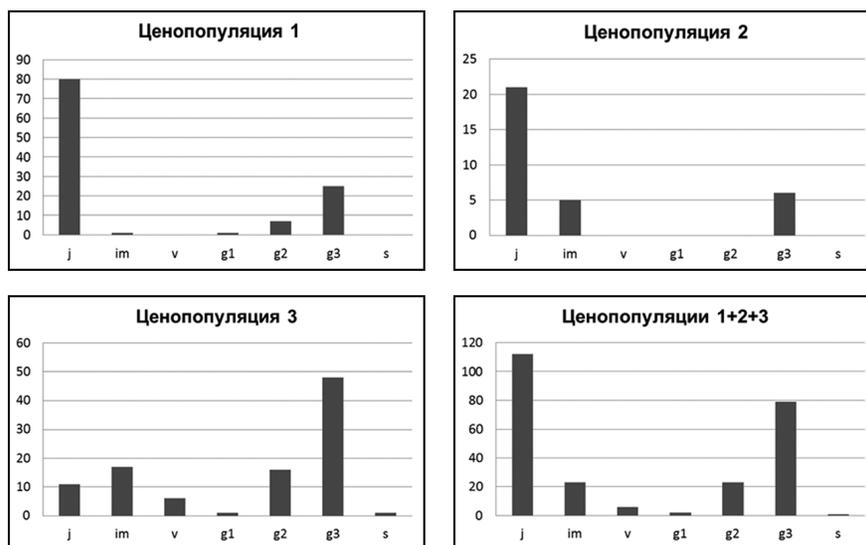


Рис. 2. Гистограммы возрастных спектров ценопопуляций *Chaerophyllum aureum*: ценопопуляции 1, ценопопуляции 2, ценопопуляции 3 и суммарно по трем ценопопуляциям 1+2+3. По оси x — возрастные состояния: j — ювенильное, im — имматурное, v — взрослое вегетативное, g1 — молодое генеративное, g2 — средневозрастное генеративное, g3 — старое генеративное, s — сенильное; по оси y — число особей

Наряду с *C. aureum* преобладали следующие виды: *Urtica dioica*, *Bromopsis inermis*, *Aegopodium podagraria*, *Chaerophyllum prescottii*.

Ценопопуляция 2 (см. рис. 2). В сумме 32 особи *C. aureum*: ювенильные (j) — 21, имматурные (im) — 5, старые генеративные (g3) — 6. Последние наиболее мощно развиты, включают от 7 до 21 побега.

Содоминантами *C. aureum* являлись *Heracleum sibiricum*, *Anthriscus sylvestris*.

Ценопопуляция 3 (см. рис. 2). В сумме 100 особей *C. aureum*: ювенильные (j) — 11, имматурные (im) — 17, взрослые вегетативные (v) — 6, молодые генеративные (g1) — 1, средневозрастные генеративные (g2) — 16 (среди них 1 временно нецветущий), старые генеративные (g3) — 48, сенильные (s) — 1.

В данном фитоценозе помимо *S. aureum* преобладала *Urtica dioica* (много), несколько меньше было особей *Impatiens parviflora*, встречались также *Arctium tomentosum*, *Allearia petiolata*, *Lamium maculatum*, *Myosoton aquaticum*, *Atriplex patula*, *Galium aparine*, *Ranunculus repens*.

Многолетний почвенный банк семян *S. aureum*, по-видимому, не образуется. В двух из пяти изученных почвенных проб (5 × 10 × 10 см) ни сами плоды, ни какие-либо их остатки обнаружены не были; в трех пробах были обнаружены преимущественно пустые или разрушенные мерикарпии, в числе 25, 8 и 15 и только 4 нормальных плода.

Соотношение цветков, плодов

Особь 1: четыре боковых побега (пI — параклади первого порядка). В сумме отмечено 2329 цветков на побег, из них 227 дали зрелые плоды (около 10%): на терминальный зонтик приходится — 95 цветков, из них 56 дали плоды (59%), на пI.1 — 358 цветков из них 30 плоды (8%), пI.2 — 529 цветков, из них 49 плоды (9%), пI.3 — 766 цветков, из них 50 плоды (6%), пI.4 — 581 цветков, из них 42 плоды (7%).

Особь 2: шесть боковых побегов (пI). В сумме отмечено 2703 цветка на побег, из них 679 дали зрелые плоды (25%): на терминальный зонтик приходится — 141 цветок, из них 63 дали плоды (45%), на пI.1 — 122 цветка, из них 39 плоды (32%), пI.2 — 422 цветка, из них 85 плоды (20%), пI.3 — 208 цветков, из них 55 плоды (26%), пI.4 — 505 цветков, из них 129 плоды (25%), пI.5 — 817 цветков, из них 186 плоды (23%), пI.6 — 488 цветков, из них 122 плоды (25%). Многие цветки и плоды повреждены.

Особь 3: шесть боковых побегов (пI). В сумме отмечено 997 плодов на побег: на терминальный зонтик приходится 22 плода, на пI.1 — 106 плодов, пI.2 — 209 плодов, пI.3 — 220 плодов, пI.4 — 211 плодов, пI.5 — 141 плод, пI.6 — 88 плодов. Многие плоды повреждены.

Особь 4: пять боковых побегов (пI). В сумме отмечено 1342 плода на побег: на терминальный зонтик приходится — 104 плода, на пI.1 — 181 плод, пI.2 — 346 плодов, пI.3 — 392 плодов, пI.4 — 304 плода, пI.5 — 15 плодов. Многие цветки повреждены, по-видимому, какими-то насекомыми.

Особь 5: пять боковых побегов (пI). В сумме отмечено 5873 цветка на побег, из них 934 дали зрелые плоды (16%): на терминальный зонтик приходится 239 цветков, из них 104 дали плоды (44%), на пI.1 — 1039 цветков, из них 165 плоды (16%), пI.2 — 1142 цветка, из них 165 плоды (14%), пI.3 — 2537 цветков, из них 368 плоды (15%), пI.4 — 1020 цветков, из них 132 плоды (13%). Многие цветки повреждены.

Обсуждение результатов исследования

Результаты исследования показывают, что в большом жизненном цикле *S. aureum* можно выделить восемь основных возрастных состояний (см. рис. 1): зародыша (se), проростка (p), ювенильного (j), имматурного (im) и взрослого вегетативного (v) растения, молодого (g1), средневозрастного (g2) и старого генеративного растения (g3), а также сенильного растения (s). Виргинильный период

длится около одного года—пяти лет, генеративный (исходя из числа отмерших побегов на разветвленном корневище) — 10–20 лет (и более), общая продолжительность жизни вида в изученной популяции составляет около 11–25 и более лет.

Анализ возрастного состава трех ценопопуляций как по отдельности (см. рис. 2, ценопопуляции 1, 2, 3), так и в сумме (см. рис. 2, ценопопуляции 1+2+3) дал сходные результаты и близкие по структуре онтогенетические спектры. На первый взгляд полученные онтогенетические спектры выглядят как бимодальные, с двумя подъемами, на ювенильных и старых генеративных особях. Однако в такой интерпретации есть ряд противоречий. Обычно считается, что для бимодального типа характерны подъемы на молодых и старых растениях [7]. В нашем случае сенильные особи в ценопопуляциях либо отсутствовали, либо были единичными, т.е. переход в это возрастное состояние у *C. aureum* замедлен, а возможно, просто слабо выражен. С другой стороны, из гистограмм видно, что, несмотря на изначально большое число всходов, процент особей, доживающих до взрослого вегетативного состояния и в особенности переходящих к репродукции, крайне мал. Очевидна высокая смертность всходов, что в принципе вполне характерно для долгоживущих корневищных видов, в связи с этим следовало бы исключать проростки и ювенильные растения при общем анализе спектров, а учитывать только имматурные и взрослые вегетативные растения. Кроме того, преобладание старых генеративных растений у данного вида не указывает на общее старение популяции, так как по мощности развития и репродуктивному усилию они превосходят средневозрастные особи. С подобной картиной мы сталкивались при анализе и ряда других короткокорневищных видов зонтичных, в частности *Cenolophium denudatum* [4]. В последнем случае, чтобы избежать не совсем верного понимания этого возрастного состояния в онтогенетическом спектре *C. denudatum*, при изучении его популяций мы намеренно не стали выделять группу g3, а рассматривали вместо этого две группы: g2', включающую менее разветвленные растения, и g2'' (соответствует g3-фазе развития в настоящей работе), состоящую из более разветвленных растений. По-видимому, у ряда зонтичных эти две группы нужно рассматривать как наиболее репродуктивно активные. Из вышеизложенного следует, что, скорее всего, однозначно бимодальным, левосторонним или центрированным полученное для *C. aureum* распределение назвать нельзя. Наиболее показательным в данном случае является максимальный пик на зрелых генеративных особях. По сути, полученное распределение говорит о том, что вид обладает высокой всхожестью семян, что не удивительно при отсутствии многолетнего семенного банка, высокой смертностью всходов и значительной длительностью генеративного периода. Самоподдержание популяции происходит преимущественно за счет последнего фактора.

На основании анализа трех ценопопуляций из разных фитоценозов можно сделать вывод, что онтогенетический спектр *C. aureum* приближается к полночленному только в более многовидовом и относительно влажном сообществе (ценопопуляция 3). В условиях с преобладанием всего двух или трех конкурентно-способных мощных высоких трав, при непосредственной близости к антропогенно нарушенным участкам (ценопопуляция 1, 2) в онтогенетическом спектре *C. aureum* отдельные возрастные группы выпадают.

По таким признакам, как степень разветвленности генеративных побегов и значение семенной продуктивности, получены следующие результаты. Особи *C. aureum* обычно разветвлены до четвертого-пятого порядка, при этом на растение может приходиться до 10 (21) генеративных побегов. В среднем на побег образуется около 3635 цветков, для трех выборочных растений — 2329, 2703, 5873 соответственно. С учетом образования двух семязачатков в завязи потенциальная семенная продуктивность в среднем составляет 7270 семязачатков на побег. Число нормально развитых цветков оказалось значительно больше на менее разветвленном экземпляре, что, возможно, связано с компенсаторными механизмами репродукции. Среднее число завязывающихся и полноценно развивающихся плодов 836, что составляет около 17% от общего числа сформированных на растении цветков, для пяти изученных особей эти значения равны 227 (10%), 679 (25%), 997, 1342, 939 (16%). Наибольшее число завязанных плодов характерно для терминального двойного зонтика каждого побега, процентное отношение здесь находится в диапазоне 44–59%, на всех паракладиях первого порядка (пI) процент завязывания плодов значительно ниже, при этом он не зависит от ярусного положения паракладий и у каждой конкретной особи имеет небольшой диапазон варьирования. По-видимому, невысокие значения изученных показателей связаны с наличием в зонтиках не только обоеполых, но также и мужских неплодущих цветков, причем процент последних значительно выше именно в зонтиках более высоких порядков, а также с сильной повреждаемостью цветков и молодых плодов, в частности, энтомовыми вредителями.

Заключение

Из полученных данных следует, что *Chaerophyllum aureum* имеет определенный потенциал к заселению нарушенных и некоторых естественных местообитаний в средней России, при первичном заносе его популяции способны к натурализации и длительному существованию на новом месте. В первую очередь это связано с хорошей всхожестью семян, значительной продолжительностью генеративного периода, высокой степенью разветвленности синфлоресценции и большим числом цветоносных побегов на растениях, а также эффективной партикуляцией и отчленением способных к самостоятельной жизни вегетативных диаспор. Основными факторами, потенциально сдерживающими быстрое распространение *C. aureum* во вторичном ареале, на наш взгляд, может быть высокая смертность прегенеративных особей, невысокий процент образования зрелых плодов, а также отсутствие (или крайняя малочисленность) в почве многолетнего семенного банка.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. 2. Методические разработки для студентов биологических специальностей. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1983.
- [2] Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Т-во научн. изд. КМК, 2012.
- [3] Онтогенетический атлас растений. Т. 5. Йошкар-Ола: МарГУ, 2007.
- [4] Петрова С.Е. Биоморфология, экология и структура популяций *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin (Ariaceae) на побережье Белого моря // Вестник СПбГУ. 2013. Сер. 3: Биология. Вып. 4. С. 34–48.

- [5] Пименов М.Г., Остроумова Т.А. Зонтичные (Umbelliferae) России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012.
- [6] Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 77–204.
- [7] Скользнева Л.Н., Кирик А.И., Агафонов В.А. Популяционная экология растений: практический курс. Воронеж: Воронежский гос. ун-т, 2003.
- [8] Флора Восточной Европы. Т. 11. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2004.
- [9] Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976.
- [10] Sukhorukov A.P. New invasive alien plant species in the forest-steppe and northern steppe subzones of European Russia: secondary range patterns, ecology and causes of fragmentary distribution // Fedd. Repert. 2011. Vol. 122. N 3–4. P. 287–304.

THE ONTOGENESIS AND AGE STRUCTURE OF COEPOPULATIONS OF CHAEROPHYLLUM AUREUM, AN ALIEN UMBELLIFERAE SPECIES OF CENTRAL RUSSIA IN THE SECONDARY HABITAT (MOSCOW REGION)

S.E. Petrova

Moscow State University by M.V. Lomonosov
Leninskie Gory, 1, GSP-1, MSU, Moscow, Russia, 119991

The ontogenesis, age structure of population and the potential seed production of *Chaerophyllum aureum* L. an actively spreading in Central Russia alien Umbelliferae species have been studied. As a result eight phases in the large life cycle of *C. aureum* have been identified. Ontogenetic spectrum of the population is close to bimodal. Maximum peak is observed in old generative individuals. The resulting distribution shows that the species has high germination ability, high mortality of young plants and significant length of generative period. The average number of flowers per shoot is about 3635, potential seed production averages 7270 ovules per shoot. The average number of mature fruits is nearly 836, it is about 17% of the all flowers formed on the shoot.

From the data obtained it follows that *C. aureum* has some potential to further spreading in disturbed and some natural habitats of Central Russia, its populations are able to naturalize and exist for a long time in the new territories. This is possible because of high rate of seed germination, long generative period, high degree of inflorescences branching and large number of flowering shoots per plant, as well as effective particulation. The main factors interfering with fast spread of *C. aureum* in secondary habitat may be high mortality of young individuals, low real seed production and absence of long-term persistent soil seed bank.

Key words: *Chaerophyllum aureum*, Umbelliferae, phytovasions, ontogenesis, population, age structure, ontogenetic spectrum, potential seed production.

REFERENCES

- [1] Diagnozy i kljuchi vozrastnyh sostojanij lugovyh rastenij. Ch. 2. Metodicheskie razrabotki dlja studentov biologicheskikh special'nostej. [Diagnoses and keys age states prairie plants. Part 2. Methodical development for students of biological specialties]. М.: MGPI im. V.I. Lenina [Moscow State Pedagogical Institute VI Lenin], 1983.

- [2] Majorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Ju.A., Shherbakov A.V. Adventivnaja flora Moskvy i Moskovskoj oblasti. [Adventive flora of Moscow and the Moscow region.] M.: T-vo nauch. izd. KMK, [M.: in Association-scientific. ed. KMK] 2012.
- [3] Ontogeneticheskij atlas rastenij: Nauchnoe izdanie. [The ontogenetic Atlas plants: Scientific publication.] T. 5. Yoshkar-Ola: MarGU. [Yoshkal-Ola, Mari State University], 2007.
- [4] Petrova S.E. Biomorfologija, jekologija i struktura populjacij *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin (Apiaceae) na poberezh'e Belogo morja [Biomorphology, ecology and population structure *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin (Apiaceae) on the coast of the White Sea] // Vestnik SPbGU. 2013. Ser. 3: Biologija. [Bulletin of St. Petersburg State University]. 2013. Ser. 3: Biology. Vol. 4. pp. 34–48.
- [5] Pimenov M.G., Ostroumova T.A. Zontichnye (Umbelliferae) Rossii [Umbrella (Umbelliferae) Russia]. M.: T-vo nauch. izd. KMK, [Association-scientific. ed. KMK], 2012.
- [6] Rabotnov T.A. Zhiznennyj cikl mnogoletnih travjanistyh rastenij v lugovyh cenozah [The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses] // Tr. BIN USSR. Ser. 3. Geobotany. [Proceedings of the Biological Institute of the Academy of Sciences of Russia, the series is geobotany]. 1950. 6. pp. 77–204.
- [7] Skol'zneva L.N., Kirik A.I., Agafonov V.A. Populjacionnaja jekologija rastenij. Prakticheskij kurs. [Population ecology of plants. Practical Course]. Voronezh: Voronezhskij gos. un-t. [Voronezh State Voronezhky University Press] 2003.
- [8] Flora Vostochnoj Evropy.[Flora in Eastern Europe.] T. 11. M.; SPb: T-vo nauch. izd. KMK. [Association-scientific. ed. KMK] 2012.
- [9] Cenopopuljicii rastenij (Osnovnye ponjatija i struktura).[Cenopopulations plants (basic concepts and structure)]. M.: Nauka [Science], 1976.
- [10] Sukhorukov A.P. New invasive alien plant species in the forest-steppe and northern steppe subzones of European Russia: secondary range patterns, ecology and causes of fragmentary distribution. Fedd. Repert. 2011. Vol. 122. N 3–4. P. 287–304.