

## *Conyza canadensis* в урбанизированной среде: виталитетная структура популяций

Г. Ю. МОРОЗОВА

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН  
690000, Хабаровск, ул. Дикопольцева, 56  
E-mail: morozova-iverpdvo@mail.ru

Тихоокеанский государственный университет  
680054, Хабаровск, ул. Тихоокеанская, 136

Статья поступила 05.05.15

Принята к печати 10.11.15

### АННОТАЦИЯ

Изучена виталитетная структура инвазионных видов в урбанизированной среде на примере *Conyza canadensis*. Приведены результаты сравнительного анализа онтогенетической и виталитетной структуры популяций в стрессовых условиях города. Происходит перестройка виталитетной структуры популяций, снижается жизненное состояние особей и качество популяций. Диагностирование жизненного состояния *C. canadensis* целесообразно проводить по репродуктивным признакам (фитомасса репродуктивных органов, репродуктивное усилие) и показателям размера (общая фитомасса). Эти признаки имели наиболее высокую взаимосвязь с системой параметров, характеризующих морфоструктуру особей и их устойчивость в условиях города. Выявлена значительная пластичность и изменчивость особей по градиенту урбанизации. По онтогенетической структуре урбопопуляции *C. canadensis* относятся к нормальному типу.

**Ключевые слова:** *Conyza canadensis*, урбанизация, инвазионный вид, урбопопуляция, виталитет, онтогенетическая структура, изменчивость.

Урбанизация, являясь закономерным естественно-историческим процессом, сопровождается обострением экологических проблем, присущих городам. Широкомасштабная трансформация растительности в городах [Хмелев, Березуцкий, 2001; Морозова, 2003] создает благоприятные условия для вторжения инвазионных видов растений. Внедрение (инвазия) агрессивных чужеродных видов является в настоящее время частью глобальных природных изменений и ведет к существен-

ным потерям биологического разнообразия [Тохтарь, Грошенко, 2008; Виноградова и др., 2010]. Быстрое распространение инвазионных растений в городах является следствием адаптационной способности, высокого репродуктивного давления популяций и низкой фитоценотической замкнутости урбофитоценозов и растительных группировок [Морозова, 2015]. Вопросы расселения инвазионных видов растений в городской среде остаются малоизученными. В разных условиях обита-

ния признаки, помогающие растению успешно вселиться в новое сообщество и дающие ему конкурентные преимущества, различны. Важными свойствами растений являются высокая жизнеспособность, широкая экологическая амплитуда, устойчивость к тем видам стресса, которые характерны для городских условий, а также сочетание генеративного и вегетативного размножения. Высокий уровень адаптаций и мощное репродуктивное давление популяций дают возможность инвазионным видам активно занимать свободные экологические ниши. В меньшей мере изучена жизнеспособность таких растений во вторичных ареалах расселения.

Виталитетная структура популяций растений в урбанизированной среде рассмотрена на примере инвазионного вида *Conyza canadensis* (L.) Cronq. (Asteraceae). *C. canadensis* – североамериканский вид с космополитичным ареалом, естественный ареал которого включает Северную Америку [Weaver, 2001]. Известно, что вид завезен в XVII в. в ботанические сады Европы как редкое заморское растение, а уже в XVIII в. вид начал внедряться в нарушенные ценозы как “беженец” из ботанических садов в качестве адвентивного [Виноградова, 2005]. *C. canadensis* относят к самым распространенным европейским чужеродным видам: он обнаружен в 47 странах Европы, в 33 из которых полностью натурализовался [Виноградова и др., 2010]. Появление *C. canadensis* на территории России относят примерно к XVIII в. Этот вид натурализовался на юго-западе Среднерусской возвышенности [Мазур, 2012] и продолжает активно расширять свой ареал.

На Дальнем Востоке России *C. canadensis* впервые отмечен в начале XX в. [Виноградова и др., 2010]. Дальневосточный регион относится к регионам нового освоения, т. е. к слабо освоенным территориям России, которые характеризуются исторически коротким периодом экономического развития [Мирзеханова, 2014]. Быстрому росту инвазий растений в городах Дальнего Востока способствуют особенности урбанизации, заключающиеся в возникновении новых городов в региональных системах расселения на пересечении сложившихся транспортных узлов и магистралей. Например, в Приморском крае все города (за исключением Дальнегорска) рас-

положены вдоль железной дороги. Известно, что коммуникационные системы служат основным каналом заноса в города новых видов [Kowarik, 2003], вследствие чего урбанизированные экосистемы быстро становятся центрами скопления инвазионных видов растений [Антонова, 2012]. *C. canadensis* активно “путешествует” вдоль автомобильных дорог и железнодорожных магистралей, формируя многокилометровые, часто практически одновидовые сообщества и, таким образом, быстро колонизируя территории. В естественных экотопах вторичного ареала вид встречается на лугах, залежах, вдоль лесных дорог и тропинок. *C. canadensis* относится к сельскохозяйственным вредителям многих культур, сорняки зерновых, овощных, фруктовых и ягодных культур.

Исследованию биологии и экологии *C. canadensis* посвящено множество работ [Виноградова, 2005; Dauer et al., 2007; Виноградова и др., 2011; Виноградова, Куклина, 2012], в меньшей мере исследованиями затронуты популяционные аспекты жизни вида [Мазур, 2012]. На родине *C. canadensis* относят к агрессивным сорным видам, наносящим большой экономический ущерб сельскому хозяйству. Вид быстро колонизирует обширные территории за счет успешного семенного размножения [Weaver, 2001], его семена распространяются на большие расстояния [Dauer et al., 2007]. В связи с этим изучают факторы, способствующие расселению вида, например, влияние метеорологических условий на распространение потоков семян *C. canadensis* в нижних слоях атмосферы [Dauer et al., 2009]. Большое внимание уделяют мерам борьбы с сорняком – воздействию гербицидов на растение [Pavlovic et al., 2013]. Кроме того, вид рекомендуют использовать как биоиндикатор загрязнения почв тяжелыми металлами [Weaver, 2001].

*C. canadensis*, обладая широкой амплитудой толерантности [Виноградова, Куклина, 2012], способен быстро акклиматизироваться [Bazzaz, 1979]. Вид относят к кенофитам (неофитам), и в настоящее время проявляет тенденцию к активному расселению во вторичном ареале, предпочитая сухие песчаные, каменистые и глинистые почвы и субстраты [Weaver, 2001; Виноградова и др., 2011]. Растение устойчиво к засухе и плохо переносит

сит увлажнение и затенение [Мазур, 2012]. *C. canadensis* адаптирован к низким температурам и режиму длинного светового дня [Виноградова, Куклина, 2012], что делает возможным расширение его ареала на север России. Растение относится к однолетней или озимой двулетней жизненной форме, а в условиях Дальнего Востока ведет себя как однолетнее рудеральное и сегетальное растение.

В городах *C. canadensis* поселяется повсеместно, растет по обочинам автомобильных дорог и трамвайных путей, обилен вдоль вытопанных тропинок в парках и скверах, образует сплошные заросли вдоль железнодорожных насыпей, часто встречается на техногенных территориях, обычен у жилья, на пустырях, активно заселяет трещины в асфальтовом покрытии улиц, растет в щелях плиточного покрытия тротуаров.

Изучение пластичности и изменчивости инвазионных растений и дифференциации их популяций в процессе натурализации дает возможность выявить механизмы адаптаций чужеродных видов к условиям среды и разработать методы контроля их распространения. Цель работы – изучение виталитетной структуры инвазионного вида *C. canadensis* в городских условиях.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования *C. canadensis* на организменном и популяционном уровнях проводили в 2012, 2013, 2014 гг. по градиенту урбанизированных экотопов в г. Хабаровск. Состояние особей оценивали по 13 параметрам, отражающим морфоструктуру и продукционную деятельность растений: общая надземная фитомасса растения ( $W$ , г), площадь листовой поверхности ( $A$ , см<sup>2</sup>), фитомасса листьев ( $w_L$ , г), фитомасса стебля ( $w_S$ , г), высота растения ( $H$ , см), диаметр стебля ( $d$ ), масса репродуктивных органов, включая вспомогательные генеративные структуры ( $w_R$ , г), длина репродуктивных органов ( $L_R$ , см), степень ветвления растения ( $B$ , шт.), соотношение площади листьев на единицу общей фитомассы ( $LAR$ , см<sup>2</sup>/г), фотосинтетическое усилие – соотношение массы листьев на единицу общей фитомассы ( $LWR$ , г/г), репро-

дуктивное усилие ( $RE_1 = w_R/W \times 100$ , %;  $RE_2 = w_R/A \times 100$ , %). Обозначения параметров и их размерности приняты в соответствии с публикациями [Kvet et al., 1971; Злобин, 2009; Злобин и др., 2013]. Для каждого признака вычислены среднее арифметическое значение и его ошибка ( $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ ), коэффициент вариации ( $CV$ , %). Показатели учитывали в период наиболее активного роста растений – средневозрастное генеративное состояние ( $g_2$  – полное цветение). Весовые показатели приведены в форме абсолютно сухого вещества. Растения выдерживали при температуре 106 °С в сушильном шкафу до установления постоянной массы. Взвешивание проводили на электронных аналитических весах HR-200. Площадь листовой поверхности определяли весовым методом. Геоботанические описания проводили на пробных площадях разного размера в зависимости от конфигурации растительных группировок и рудеральных сообществ с участием *C. canadensis* в каждом экотопе, где закладывали серию учетных площадок размером 0,25 × 0,25 м в четырехкратной повторности.

Исходный статистический материал обработан с привлечением факторного (метод главных компонент) и дисперсионного анализов. В ходе анализа в наборе параметров морфоструктуры растений выделились ключевые признаки, которые в наибольшей степени характеризовали рост, формообразовательный и продукционный процессы у растения. Согласно Ю. А. Злобину [2009], оценки качества особей по такой совокупности количественных признаков называли виталитетом. Более значимыми с точки зрения оценки состояния растений принимались те признаки, факторные нагрузки которых оказались выше. Выделенный набор ключевых признаков в дальнейшем служил оценкой жизненного состояния особей. Онтогенетическую и виталитетную структуры популяций изучали в рамках популяционно-демографического подхода [Животовский, 2001; Злобин, 2009].

Было проанализировано 1820 особей *C. canadensis*. Отбор растений на морфометрический анализ проводили в шести экотопах, характеризующихся разной степенью трансформации. Градиент урбоэкотопов составил ряд: 1 – техногенные территории (золоотвал) с

насыпным песчаным слоем (до 20 см), где совместно произрастают группировки из *Oenothera depressa* (Green), *Setaria viridis* (L.) Beauv. и *C. canadensis*; 2 – щели в асфальте на городских улицах среди запечатанных почв (щелевая группа); 3 – парки, на газонах вдоль сильно вытоптанных тропинок; 4 – пустыри, где почвы представлены органо-минеральным субстратом с высокой степенью уплотнения, общее проективное покрытие 40 %, преобладают *Xanthium sibiricum* Patrin, *Artemisia vulgaris* L., *Plantago major* L., *Hordeum jubatum* L., *S. viridis* и др.; 5 – селитебные районы города (малоэтажная частная застройка), на неухоженных газонах формируются рудеральные сообщества с участием *Poa annua* L., *Festuca pratensis* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Achillea asiatica* Serg., *Polygonum aviculare* L., *Taraxacum officinale* Web., *H. jubatum*, общее проективное покрытие составляет около 70 %; 6 – железнодорожные откосы с щебнистым настилом на технической полосе отвода до защитных зеленых насаждений, здесь формируются практически чистые заросли вида с незначительным участием *A. vulgaris*.

Все полученные материалы подвергнуты статистическому анализу с использованием специальных программ в пределах пакетов Excel, Statistica-6.1, а также программ Vital и Anons -7, разработанных Ю. А. Злобиным.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Устойчивость популяций растений в сообществах обусловлена, в первую очередь, их жизнеспособностью. Проблема жизнеспособности растений сложна и может рассматриваться на разных уровнях организации живой материи – организменном, популяционном и видовом. Изучение пластичности и изменчивости инвазионных растений и дифференциации их популяций в процессе натурализации дает возможность выявить механизмы адаптаций чужеродных видов в условиях урбанизированной среды и характеризовать уровень жизненного состояния растений. В организации рудеральных и сегетальных растительных сообществ большое значение имеют влияние нарушений, условия экотопа, взаимоотношения между растениями и

участие гетеротрофов [Миркин, Наумова, 2015]. У особей *C. canadensis* в генеративном онтогенетическом состоянии была обнаружена признакоспецифичность параметров морфоструктуры (табл. 1). Она проявлялась вне зависимости изменения значений каждого из параметров, и в разных экотопических условиях по урбанизированному градиенту особи *C. canadensis* обладали характерной морфометрической структурой. Растения, произрастающие на железнодорожных откосах, в отсутствие конкуренции с другими видами отличались наиболее высокими значениями показателей роста, крупными размерами, хорошо развитой ассимилирующей поверхностью и высокой репродуктивной способностью.

Уменьшение общих размеров растений, определяющих уровень жизненного состояния, совпадает с усилением влияния на градиенте степени антропогенных нарушений. Условия техногенных территорий (золоотвал) негативно отражались на процессе накопления органического вещества, угнетали фотосинтетическую деятельность *C. canadensis* и снижали показатели репродукции. В то же время высокие рекреационные нагрузки, в свою очередь, также влияли на морфоструктурный облик растений, обуславливали их измельчание и снижение показателей репродукции (на селитебных территориях города). На пустырях средние показатели роста растений сходны с таковыми из селитебных и парковых экотопов, при этом отмечается и относительное сходство у них показателей репродукции. Различия в весе репродуктивных органов на первой и последней ступенях градиента значительны (соответственно  $2,29 \pm 0,44$  и  $0,01 \pm 0,001$  г), однако вклад особей в репродукцию у растений в обоих вариантах отличается в 2,6 раза. В других экотопах  $RE_1$  растений относительно высоко и стабилизировано (9 %) для особей, произрастающих на улицах в щелях асфальта, селитебных территориях, за исключением растений урбопопуляций, произрастающих в парках и на пустырях.

Такая широкая реакция морфометрических параметров на смену экотопических условий может оцениваться как механизм приспособленности *C. canadensis* к экстре-

Статистические характеристики ( $\bar{x} \pm S_x$ ) *Corylus canadensis* по градиенту урбанизированных экотопов

Морфометрические параметры	Градиент урбанизированных экотопов					
	Золотогузл	Щели в асфальте	Парки (газон вдоль дорожек)	Пустыри	Селитебные участки (газон)	Железнодорожная насыпь
Высота (H), см	27,41 ± 0,78	20,21 ± 2,28	40,86 ± 2,09	49,06 ± 2,92	56,31 ± 1,92	101,16 ± 2,60
Общая надземная фитомасса (W), г	0,18 ± 0,01	0,39 ± 0,07	0,96 ± 0,13	1,63 ± 0,25	1,73 ± 0,18	8,37 ± 1,27
Площадь листьев (A), см <sup>2</sup>	37,12 ± 2,24	81,29 ± 11,07	129,26 ± 15,45	229,53 ± 35,57	251,14 ± 22,55	794,60 ± 109,25
Ветвление (B), шт.	1,0 ± 0,0	1,40 ± 0,12	1,06 ± 0,06	1,00 ± 0,00	4,34 ± 2,85	1,44 ± 0,27
Диаметр стебля (d), см	0,18 ± 0,01	0,22 ± 0,01	0,27 ± 0,02	0,31 ± 0,02	0,33 ± 0,02	0,64 ± 0,06
Длина репродуктивных органов (L <sub>р</sub> ), см	2,08 ± 0,22	3,83 ± 0,77	15,73 ± 1,48	15,50 ± 1,71	12,41 ± 1,47	44,40 ± 3,19
Масса репродуктивных органов (w <sub>р</sub> ), г	0,01 ± 0,001	0,036 ± 0,01	0,22 ± 0,04	0,26 ± 0,04	0,18 ± 0,03	2,29 ± 0,44
Масса листьев (w <sub>л</sub> ), г	0,07 ± 0,004	0,16 ± 0,02	0,26 ± 0,03	0,46 ± 0,07	0,50 ± 0,05	1,59 ± 0,22
Масса стебля (w <sub>с</sub> ), г	0,09 ± 0,006	0,19 ± 0,04	0,48 ± 0,06	0,91 ± 0,15	1,05 ± 0,12	4,48 ± 0,65
Фотосинтетическое усилие (LWR), г/г	0,40 ± 0,01	0,46 ± 0,02	0,31 ± 0,02	0,30 ± 0,01	0,31 ± 0,01	0,26 ± 0,06
Репродуктивное усилие (RE <sub>1</sub> ), %	9,12 ± 0,80	9,16 ± 0,89	18,41 ± 1,92	16,01 ± 1,02	9,02 ± 0,90	23,90 ± 1,61
Репродуктивное усилие (RE <sub>2</sub> ), %	0,05 ± 0,01	0,04 ± 0,01	0,15 ± 0,02	0,12 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,25 ± 0,02
LAR = A/W, см <sup>2</sup> /г	201,36 ± 5,83	232,33 ± 8,54	153,62 ± 7,75	151,15 ± 5,92	155,43 ± 5,08	99,62 ± 3,54

мальным условиям жизни, в том числе и в городе. Анализ табл. 1 показывает, что свой эколого-ценотический оптимум в городской черте вид находит на гравийно-песчаном субстрате железнодорожных откосов, подтверждая репутацию “путешественника-колони-ста” [Виноградова, 2005].

Описана широкая вариабельность морфологических признаков *C. canadensis* во вторичном ареале вида [Виноградова, Куклина, 2012; Мазур, 2012]. Индивидуализированность параметров морфоструктуры растения проявлялась не только в специфичных для каждого из них изменениях по урбанизированному градиенту, но и в уровне их изменчивости (табл. 2). Одни параметры (в первую очередь LAR, H, LWR) оказались высоко стабилизированны, а другие (W, W<sub>R</sub>, L<sub>R</sub>, RE<sub>2</sub>, A) отличались высокой изменчивостью. В условиях недостаточного обеспечения водой и питательными веществами *C. canadensis* обладает лабильной стратегией выживания, проявляя и патентные свойства. Наиболее нестабильны показатели у особей *C. canadensis* щелевой группы (CV = 73,61 %), что, по-видимому, определялось крайне экстремальными условиями для роста и развития растений.

На ухудшение условий произрастания вид реагирует изменением морфоструктуры особей и более пластичной размерной структурой популяции, приводящей к резкой поляризации растений по размеру. Вся совокупность исследуемых параметров у *C. canadensis* сравнительно мало изменчива у растений, произрастающих на железнодорожных откосах (CV = 32,91 %), во всех других вариантах экотопов отмечены более высокие и относительно близкие значения (CV изменялся от 53 до 59 %).

Специфическая реакция признаков морфоструктуры на изменение окружающих условий свидетельствует о необходимости выделения ключевых признаков виталитета и изучения жизненного состояния растений не по одному случайно выбранному признаку, а по объективно выбранному их комплексу. Информативность разных параметров неодинакова из-за различной амплитуды варьирования их изменчивости и пластичности [Злобин и др., 2013]. Это подтверждается и для инвазионных видов растений [Морозова, 2010,

**Изменчивость (CV, %) морфометрических показателей *Coryza canadensis*  
по градиенту урбанизированных экотопов**

Морфометрические показатели растений	Градиент урбанизированных экотопов						В среднем
	золоотвал	щели в асфальте	парки	пустыри	селитебные участки	железнодорожная насыпь	
Высота ( $H$ )	16,35	66,64	29,96	33,72	20,17	12,87	29,95
Общая фитомасса ( $W$ )	30,98	99,44	76,96	87,68	61,63	75,57	72,04
Площадь листьев ( $A$ )	34,67	80,54	69,68	87,67	53,12	68,75	65,74
Ветвление ( $B$ )	0	52,55	32,39	0	69,14	92,04	41,02
Диаметр стебля ( $d$ )	17,40	30,46	32,84	42,84	35,23	46,59	34,23
Длина репродуктивных органов ( $L_R$ )	60,04	118,86	54,98	62,46	69,86	35,92	67,02
Масса репродуктивных органов ( $w_R$ )	51,48	140,87	117,48	92,28	95,24	94,71	98,68
Масса листьев ( $w_l$ )	34,67	80,54	69,68	87,67	53,12	68,75	65,74
Масса стебля ( $w_s$ )	36,10	112,29	78,51	92,19	64,96	72,69	76,12
Репродуктивное усилие ( $RE_1$ )	50,51	57,95	60,67	36,03	59,19	33,59	49,66
Репродуктивное усилие ( $RE_2$ )	62,38	73,32	76,84	59,49	81,49	43,52	66,17
Фотосинтетическое усилие ( $LWR$ )	16,62	21,76	29,43	22,14	19,35	115,79	37,52
$LAR = A/W$	16,62	21,76	29,43	22,13	19,34	17,79	21,18

2015]. Наиболее информативными для описания жизненного состояния растения являются признаки, отражающие адаптации к условиям среды, т. е. менее стабильные, с высокой пластичностью [Злобин, 2009].

Проведенный факторный анализ показал, что решение для растений *C. canadensis*, на железнодорожных насыпях (генеративное онтогенетическое состояние) выделило два главных фактора (табл. 3). Максимальные значения факторных нагрузок по первому фактору ( $F_1$ ) приходятся на размерные  $W$  (-0,971),  $w_s$  (-0,935),  $w_l$  (-0,927),  $A$  (-0,927) и репродуктивные параметры -  $w_R$  (-0,957). Первый можно интерпретировать как фактор размера и репродукции растений. Во второй фактор максимальный вклад вносили  $LAR$  (0,736) и репродуктивное усилие  $RE_2$  (-0,607).

В процессе роста и развития растений изменяется не только величина и степень варьирования признаков морфоструктуры, но и их взаимосвязь. Сложная система корреляций морфопараметров выступает как механизм обеспечения целостности расти-

тельного организма, а устойчивость корреляционных связей является показателем устойчивости растений к стресс-факторам [Титов, 1970]. Комплекс морфометрических параметров, детерминирующий виталитет растений, может изменяться в соответствии со сменой экологических условий [Мезев-Кричфалуший, 1991], а также в процессе онтогенетического развития и с изменением эколого-ценотической обстановки [Морозова, 2000]. Биологически значимые признаки с высокой степенью варьирования, вносящие наибольший вклад в первый и второй факторы, выделенные в процессе факторного анализа, можно рассматривать как детерминирующий виталитет комплекс признаков растения.

При анализе устойчивости комплекса морфометрических признаков, детерминирующего виталитет *C. canadensis*, по урбанизированному градиенту не отмечено закономерной сменяемости признаков данного комплекса (табл. 4). Однако произошла перестройка - изменились факторные нагрузки параметров. В первом факторе максимальные нагрузки

Т а б л и ц а 3

**Факторные нагрузки морфометрических параметров *Coryza canadensis* (генеративное возрастное состояние), произрастающего на железнодорожной насыпи**

Морфометрические параметры	Фактор	
	$F_1$	$F_2$
Высота ( $H$ ), см	-0,745	0,024
Длина репродуктивных органов ( $L_r$ ), см	-0,905	-0,027
Диаметр стебля ( $d$ ), см	-0,974	0,114
Масса репродуктивных органов ( $W_r$ ), г	-0,958	-0,005
Масса листьев ( $W_l$ ), г	-0,927	0,322
Масса стебля ( $W_s$ ), г	-0,935	0,158
Ветвление ( $B$ ), шт.	-0,296	-0,508
Общая фитомасса ( $W$ ), г	-0,971	0,135
Репродуктивное усилие ( $RE_1$ ), %	-0,742	-0,369
Площадь листьев ( $A$ ), см <sup>2</sup>	-0,927	0,322
Репродуктивное усилие ( $RE_2$ ), %	-0,738	-0,607
Фотосинтетическое усилие ( $LWR$ ), г/г	-0,539	0,393
$LAR = A/W$ , см <sup>2</sup> /г	0,429	0,736
Общая дисперсия	8,445	1,727
Доля общей дисперсии	0,649	0,132

получили  $RE_2$  (-0,905) и  $W$  (-791), а во втором факторе на первое место вышел показатель  $w_R$  (0,728). Таким образом, из всего набора изученных параметров морфоструктуры у *C. canadensis* достаточно устойчивую информацию о состоянии растений генератив-

ного онтогенетического состояния несут следующие:  $W$ ,  $RE_2$ ,  $w_R$ . В качестве комплекса морфометрических параметров, детерминирующего виталитет генеративных растений *C. canadensis*, следует использовать прежде всего параметры первого фактора – общую

Т а б л и ц а 4

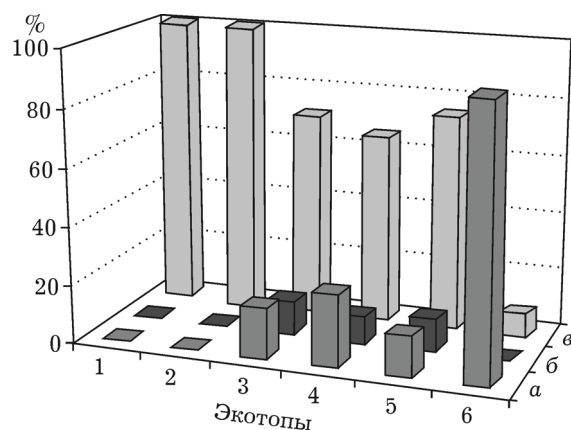
**Факторные нагрузки морфометрических параметров *Coryza canadensis* (генеративное возрастное состояние), произрастающего на золоотвале**

Морфометрические параметры	Фактор	
	$F_1$	$F_2$
Высота ( $H$ ), см	-0,592	0,527
Длина репродуктивных органов ( $L_r$ ), см	0,388	0,329
Диаметр стебля ( $d$ ), см	-0,372	0,372
Масса репродуктивных органов ( $W_r$ ), г	0,300	0,728
Масса листьев ( $W_l$ ), г	-0,898	0,214
Масса стебля ( $W_s$ ), г	-0,723	0,630
Общая фитомасса ( $W$ ), г	-0,791	0,576
Репродуктивное усилие ( $RE_1$ ), %	0,732	0,445
Площадь листьев ( $A$ ), см <sup>2</sup>	0,770	0,547
Репродуктивное усилие ( $RE_2$ ), %	-0,905	0,194
Фотосинтетическое усилие ( $LWR$ ), г/г	-0,494	-0,643
$LAR = A/W$ , см <sup>2</sup> /г	-0,494	-0,643
Общая дисперсия	5,126	3,198
Доля общей дисперсии	0,427	0,266

фитомассу растения ( $W$ ), исключив фитомассу стебля и листьев как дублирующие показатели, и фитомассу репродуктивных органов ( $w_R$ ). В качестве дополнения возможно использование признаков, имеющих максимальный факторный вес в ( $F_2$ ) – репродуктивное усилие ( $RE_2$ ). Данное суждение подтверждают результаты дисперсионного анализа, когда в комплексе в качестве градаций действующего фактора использовались урбанизированные экотопы, а в качестве откликов – признаки детерминирующего комплекса морфометрических признаков. Различия в составе признаков, их удельных весов в единицах факторных нагрузок не являются статистически достоверными по критерию Фишера ( $F_{\text{факт.}} = 2,77$  при  $F_{\text{табл.}} = 2,02$ ).

Комплекс морфопараметров, детерминирующих виталитет особи, у растений разных жизненных форм и разных эколого-ценотических стратегий отличается [Морозова, 2000]. Как правило, в него входят надземная фитомасса, показатели репродукции и развития ассимилирующей поверхности [Злобин и др., 2013]. Таким образом, для *C. canadensis* в такой комплекс включали параметры, которые имели максимальные факторные нагрузки первого фактора: общая фитомасса ( $-0,971$ ), масса репродуктивных органов ( $-0,958$ ) и показатели, имеющие максимальные факторные нагрузки во втором факторе – репродуктивное усилие ( $RE_2$ ) ( $-0,607$ ). В анализе виталитетной структуры популяций *C. canadensis* эти параметры служили оценкой жизненного состояния особей.

Изучение онтогенетической структуры популяций с использованием индексов возрастности по А. А. Уранову ( $\Delta$ ) и эффективности по Л. А. Животовскому ( $\omega$ ) показало, что в городе формируются популяции *C. canadensis* нормального типа. На железнодорожных насыпях зарегистрированы стареющие популяции ( $\Delta - 0,56$ ;  $\omega - 0,81$ ), на селитебных участках и пустырях – нормальные зрелые ( $\Delta - 0,52-0,54$ ;  $\omega - 0,70-0,74$ ), на техногенных территориях – нормальные зрелые ( $\Delta - 0,33$ ;  $\omega - 0,59$ ), в парках – нормальная переходная популяция ( $\Delta - 0,40$ ;  $\omega - 0,66$ ), в щелях асфальтового покрытия улиц – молодые популяции нормального типа ( $\Delta - 0,32$ ;  $\omega - 0,58$ ).



Виталитетный спектр популяции *Conyza canadensis* в урбанизированных экотопах (%). а – высший; б – промежуточный; в – низший класс виталитета

Несмотря на то, что онтогенетическая структура популяций *C. canadensis* в урбанизированной среде оказалась одинаковой – нормального типа, их виталитетная структура была разнообразной. Трехмерное ранжирование по классам виталитета показало, что популяции *C. canadensis* в урбанизированных экотопах неоднородны по своему составу, и степень этой неоднородности обусловлена экотопическими (см. рисунок). Виталитетная структура урбопопуляций вида варьировала от депрессивной до процветающей, а показатель качества популяций ( $Q$ ) изменялся от 0,0 до 0,460. Оптимальным вариантом городских экотопов для устойчивого существования *C. canadensis* являются участки с сухими, песчаными с примесью гравия почво-грунтами на железнодорожных насыпях, где образуются практически одновидовые сообщества с *C. canadensis*, формируя с высокой статистической достоверностью (90 %) популяции процветающего типа ( $Q = 0,460$ ). Доля растений высшего класса виталитета там составила 92 %, а низшего – 8 %.

Виталитет растений, произрастающих в щелях асфальтового покрытия улиц и на техногенных территориях, снижен, здесь сформировались популяции *C. canadensis* депрессивного типа  $Q = 0,0$  (статистическая достоверность – 99 %). Все растения в данной локальной популяции являлись мелкогабаритными. Качество популяций растений, произрастающих на пустырях, сравнительно высо-



ко ( $Q = 0,172$ ), тем не менее виталитетный анализ определил их как деперссивный тип, поскольку 65,6 % растений относились к низшему классу виталитета. В городских парках и на селитебных территориях отмечены в целом неблагоприятные условия для роста *C. canadensis*, поскольку качество популяций снижено и составило соответственно 0,147 и 0,129.

Успеху инвазии *C. canadensis* в городской среде способствует сочетание нескольких показателей, а именно – интенсивный рост, высокая пластичность и изменчивость морфопараметров растения, обусловленные экологически, мощное репродуктивное давление на среду обитания, репродуктивный успех популяции и относительно высокая жизнеспособность особей растений и их популяций.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты изучения морфоструктуры инвазионного вида *C. canadensis*, широко распространенного в настоящее время в городах, показывают, что особи отличаются значительной изменчивостью и пластичностью. Вдоль урбанизированного градиента изменения значений всех морфометрических параметров оказались признакоспецифическими. Наиболее стабилизированными оказывались репродуктивные признаки, тогда как размерные и ростовые параметры отличались повышенной изменчивостью. Такая широкая реакция морфогенетических параметров на смену экологических условий может оцениваться как механизм приспособленности *C. canadensis* к экстремальным условиям жизни в городе.

С учетом общей изменчивости признаков морфоструктуры *C. canadensis* для оценки его жизненного состояния особей достаточно учитывать их общую фитомассу, фитомассу у репродуктивных органов, репродуктивное усилие ( $RE_2$ ) в генеративном онтогенетическом состоянии. Использование этих параметров дает возможность изучить дифференциацию популяций по виталитету (жизненному состоянию) и оценивать качество популяций вида в городской среде, а также проводить мониторинг их состояния при разных уровнях трансформации экотопов. Получен-

ные результаты исследований будут способствовать разработке способов и методов контроля распространения чужеродных видов и выделению наиболее информативных морфометрических признаков растений, детерминирующих структуру популяций в широком диапазоне эколого-фитоценологических условий.

Основу синдрома инвазивности *C. canadensis* в городе составляют признаки репродуктивной сферы растений – большая семенная продуктивность, способность семян распространяться на большие расстояния, высокое репродуктивное усилие, а также широкая экологическая амплитуда вида, пластичность и изменчивость морфометрических параметров особей по градиенту урбанизации, способность растений поддерживать относительно высокую жизнеспособность в разных экологических условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Антонова Л. А. Инвазионный компонент флоры Хабаровского края // Рос. журн. биологических инвазий. 2012. № 4. С. 2–9.
- Виноградова Ю. К. Экспериментальное изучение инвазионных популяций мелколепестника канадского (*Conyza canadensis* (L.) Cronquist) // Бюл. Глав. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 53–76.
- Виноградова Ю. К., Куклина А. Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. М.: ГЕОС, 2012. 186 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Нотов А. А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: Товарищество научных изд. КМК, 2011. 292 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современные тенденции, точки роста. Сумы: Университетская кн., 2009. 263 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская кн., 2013. 439 с.
- Мазур Н. В. Изменчивость морфологических признаков мелколепестника канадского (*Conyza canadensis* (L.) Cronq. Asteraceae) в синантропных популяциях на юго-западе Среднерусской возвышенности: автореф. канд. ... биол. наук. Белгород, 2012. 22 с.
- Мезев-Кричфалуший Г. Н. Популяционная биология птицемлечника зонтичного (*Ornithogalum umbrel-*

- latum*) и перспективы его выживания в Закарпатье // Экология. 1991. № 3. С. 16–21.
- Мирзеханова З. Г. Особенности организации территории в регионах нового освоения (на примере Хабаровского края) // Вестн. Тихоокеан. гос. ун-та. 2014. № 1(32). С. 97–106.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Концепция растительного сообщества: история и современное состояние // Журн. общ. биологии. 2015. Т. 76, № 1. С. 63–76.
- Морозова Г. Ю. Анализ жизнеспособности клоновых растений на основе морфометрического подхода (на примере *Calamagrostis langsdorffii*) // Там же. 2000. Т. 61. № 4. С. 428–438.
- Морозова Г. Ю. Растения в урбанизированной среде. Хабаровск: Изд-во ХГТУ, 2003. 104 с.
- Морозова Г. Ю. Сравнительный анализ структуры популяций злаков (Poaceae) // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 4. С. 538–547.
- Морозова Г. Ю. Особенности формирования популяций *Setaria viridis* в урбанизированной среде // Сиб. экол. журн. 2015. № 2. С. 320–331 [Morozova G. Yu. 2015. Peculiarities of Formation of *Setaria viridis* Populations in an Urbanized Environment // Contemporary Problems of Ecol. 2015. Vol. 8, N 2. P. 256–265].
- Титов Н. А. О закономерных связях морфометрических признаков елового подростка // Лесной журн. 1970. № 6. С. 30–33.
- Тохтарь В. К., Грошенко С. А. Глобальные инвазии адвентивных видов растений: проблемы и перспективы исследований // Научные ведом. Белгородско-го гос. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2008. Т. 7, вып. 7. С. 50–54.
- Хмелев К. Ф., Березуцкий М. А. Состояние и тенденции развития флоры антропогенно трансформированных экосистем // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 4. С. 339–351.
- Bazzaz F. A. The physiological ecology of plant succession // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. N 10. P. 351–371.
- Dauer J. T., Mortensen D. A., VanGessel M. J. Temporal and spatial dynamics of long-distance *Conyza canadensis* seed dispersal // J. Appl. Ecol. 2007. N 44. P. 105–114.
- Dauer J. T., Mortensen D. A., Luschei E. C., Isard S. A., Shields E., Van-Gessel M. J. *Conyza canadensis* seed ascent in the lower atmosphere // Agricultural and forest meteorology. 2009. Vol. 149. P. 526–534.
- Kowarik I. Human agency in biological invasions: secondary releases foster naturalisation and population expansion of alien plant species // Biol. Invasions. 2003. N 5. P. 293–312.
- Kvet J., Ondok J. P., Necas J., Jarvis P. G. Methods of growth analysis // Plant photosynthetic production. The Hague, 1971. P. 343–391.
- Pavlovic D., Reinhardt C. F., Bozic D., Vrbnicanin S. Determination of *Conyza canadensis* levels of sensitivity to glyphosate trimesium sulphosate // Int. Journ. Agric. Biol. 2013. Vol. 15. P. 1091–1097.
- Weaver S. E. The biology of Canadian weeds. 115. *Conyza canadensis* // Can. Journ. Plant Sci. 2001. N 81. P. 867–875.

## ***Conyza Canadensis* in the Urban Environment: Vitality Structure of the Populations**

G. Yu. MOROZOVA

*Institute of Water and Ecological Problems, FEB RAS  
680000, Khabarovsk, Dikopoltseva str., 56  
E-mail: morozova-ivepdvo@mail.ru*

<sup>2</sup> *Pacific National University  
680054, Khabarovsk, Tikhookeanskaya str., 136*

The vitality structure of invasive species in the urban environment was studied on the example of *Conyza canadensis*. The data on the comparative analysis of ontogenetic and vitality population structures was given. In stressful urban conditions vitality structures of populations reorganized, the state of individual plants worsened and the quality of populations decreased. The analysis of *C. canadensis* state was carried out by studying the reproductive traits (mass of reproductive organs, reproductive effort) and indicators of the size (total elevated phytomass). These features had the closest correlation with the system of the parameters which characterize the morphostructure of individuals and their stability in urban conditions. High plasticity and variability of individuals along the gradient of urbanization was determined. The ontogenetic structure of urban populations of *C. canadensis* belongs to the normal type.

**Key words:** *Conyza canadensis*, urbanization, invasive species, urban population, vitality, ontogenetic structure, variability.