

УДК 575.1/.2:582.998.1(470.3)

Ю.К. Виноградова, М.А. Галкина

ТАКСОНЫ РОДА *BIDENS* L. В СРЕДНЕЙ РОССИИ (ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДУЕМОСТЬ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ)*

Таксономия рода *Bidens* L. до настоящего времени остается довольно запутанной. Аборигенные европейские виды полиморфны и включают в себя многочисленные формы и разновидности. Видовая принадлежность чужеродных образцов череды трактуется разными авторами неоднозначно, неясен таксономический ранг растений, имеющих промежуточные признаки. В связи с этим встает необходимость изучить изменчивость и наследуемость морфологических признаков различных таксонов череды экспериментальными методами. В данной статье представлены результаты изучения комплекса таксонов рода *Bidens*, произрастающих в Московской и Владимирской областях. Для оценки наследуемости биоморфологических признаков семени, собранные с 7 различных таксонов, высевали в однородные условия экспериментального участка. У потомства F_1 определены амплитуда изменчивости интенсивности роста, фенологического ритма развития, строения устьичного аппарата, морфологии генеративных органов, морфометрических признаков пыльцевых зерен и потенциальная семенная продуктивность. У всех видов рода *Bidens* на однородном агрофоне морфологические признаки мало-вариабельны и полностью наследуются. Установлена неправомерность выделения формы *B. tripartita* f. *minima*, миниатюрные размеры которой не наследуются, а зависят от неблагоприятных условий произрастания. Признак гигантизма у *B. tripartita*, напротив, в некоторой степени наследуется, возможно, благодаря более крупным семянкам родительских особей. У таксона, который в последнее десятилетие трактовался как чужеродная североамериканская *B. connata*, выявлены две разновидности, различающиеся по наследуемым морфологическим признакам и по отношению к уровню влажности почвы.

Ключевые слова: *Bidens*, Владимирская область, ход роста, фенология, пыльца, устьичный аппарат.

Таксономия рода *Bidens* L. до настоящего времени остается довольно запутанной. Аборигенные европейские виды полиморфны и включают в себя многочисленные формы и разновидности. Видовая принадлежность чужеродных образцов череды трактуется разными авторами неоднозначно, неясен таксономический ранг растений, имеющих промежуточные признаки. В связи с этим встает необходимость изучить изменчивость и наследуемость морфологических признаков различных таксонов череды экспериментальными методами.

Целью нашего исследования являлась оценка наследуемости и константности таксономических признаков у обнаруженных форм и морфотипов и определение диапазона внутривидовой изменчивости таксонов рода *Bidens*.

Материалы и методы исследований

В 2014 г. авторы настоящей статьи обследовали необычное в ботаническом отношении место – окрестности пос. Тасинский во Владимирской области. Из работы А.П. Серегина [1] мы узнали, что на берегу речки Тасы обнаружено местонахождение редко отмечаемого в Восточной Европе вида – *Bidens connata* Muhl. ex Willd. Руководствуясь устным пояснением А.П. Серегина, нам удалось обнаружить достаточно крупную популяцию в заболоченном рудеральном фитоценозе под линией электропередач (55°56' с.ш. 40°18' в.д.). Причем на площади не более десяти квадратных метров одновременно произрастало 5 таксонов рода *Bidens*: *B. tripartita* L.; *B. cernua* L.; *B. frondosa* L.; *B. connata* морфотип А; *B. connata* морфотип В. Поодаль, в 100 м к западу, на берегу р. Тасы было найдено еще одно (но не гигрофитное, а среднеувлажненное) местообитание *B. connata* (морфотип В), а еще в 100 м к западу был обнаружен и шестой таксон – *B. tripartita* f. *minima* (Lej.) Larss., который рос по песчаной обочине дороги. Растения этой формы имели незначительные размеры: высота 6-8 см, листья длиной до 1,5 см, практически цельные, с 2 некрупными зубцами, всего 2-3 корзинки, каждая из которых содержала не более 6 семян (рис. 1).

У всех шести обнаруженных во Владимирской области таксонов были собраны семена, которые через месяц (19.10.2014) высели на экспериментальном участке в окрестностях г. Звенигород

* Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 15-29-02556.

Московской области. Дополнительно для изучения наследуемости признака гигантизма в исследование включен образец *B. tripartita* громадного размера (высотой 1,7 м), собранный В.Д. Бочкиным на Люберецких полях орошения в Подмоскowie.

В течение вегетационного периода 2015 г. еженедельно измеряли высоту растений F_1 и фиксировали их фенологическую фазу развития. Устьичный аппарат и строение трихом на вегетативных органах изучали у имматурных растений, пыльцу собирали в фазе начала цветения. По достижении фазы начала семеношения растения закладывали в гербарий, препятствуя рассеиванию семян. Особенно тщательно проводили изъятие чужеродных инвазионных видов *B. connata* и *B. frondosa* с целью недопущения дальнейшего расширения их вторичного ареала.



Рис. 1. *B. tripartita* f. *minima* в окрестностях пос. Ташинское (Владимирская обл.)

Морфометрические признаки различных органов измеряли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX 1000E.

Размер устьиц определяли на лаковых репликах с листьев срединной формации, объем пробы – 30–50 устьиц. Площадь устьиц рассчитывали по формуле πab , где a – половина длины продольной оси, а b – половина длины экваториальной оси устьица. Число устьиц подсчитывали не менее чем в 6 полях зрения микроскопа при увеличении $\times 1500$ (поле зрения микроскопа $39466,79 \text{ мкм}^2$).

Размер свежесобранной пыльцы вычисляли в трех повторностях, без добавления воды на предметное стекло, общая выборка составляла 50 пыльцевых зерен. Объем пыльцы вычисляли по формуле $\frac{1}{3}4\pi ab^2$, где a – половина длины продольной оси, а b – половина длины экваториальной оси пыльцевого зерна. Фертильность пыльцы выявляли путем окрашивания пыльцевых зерен ацетокармином при небольшом нагревании с последующим просмотром предметных стекол не менее чем в 10 полях зрения микроскопа с общим объемом выборки 100 пыльцевых зерен.

Для определения потенциальной семенной продуктивности подсчитывали все сформировавшиеся на растениях корзинки и в 5 из них подсчитывали число завязавшихся семян.

Оценка наследуемости признаков проводилась с применением метода создания интродукционной популяции, который предполагает выращивание растений в однородных почвенно-климатических условиях из семян различного происхождения [2]. Культивирование сравниваемых образцов на однородном фоне позволяет оценить действительно генотипы, а не вариации фенотипов.

Результаты и их обсуждение

В ходе проведенных исследований нами были получены результаты по отдельным морфометрическим параметрам, темпам роста и другим показателям, представленным ниже.

а) Ход роста. К 1 мая 2015 г. шесть из семи образцов дали всходы. Семена *B. cernua* проросли на неделю позднее. Интенсивный рост отмечен у всех образцов в третьей декаде июня (рис. 2). Первой (в конце июля) окончила расти *B. tripartita* f. *minima*. Однако дочерние экземпляры этой формы, выращиваемые на нормальном агрофоне, вовсе не походили на родительские растения. Они имели

главную ось побега высотой до 70 см с 10–12 междоузлиями и листья длиной 7–8 см (табл. 1) и по темпам роста перегнали даже типичную форму *B. tripartita*.

Признак гигантизма в некоторой степени наследуется: по крайней мере, растения *B. tripartita* подмосковного происхождения отличались наиболее интенсивным ростом и в конце вегетации имели побеги высотой до 1 м (в 1,4 раза выше, чем *B. tripartita* f. *minima*, и в 2 раза выше, чем типичный образец *B. tripartita*). Высокие побеги в конце вегетации имеет также *B. frondosa*, но период роста этого вида на месяц продолжительнее, чем у *B. tripartita*.

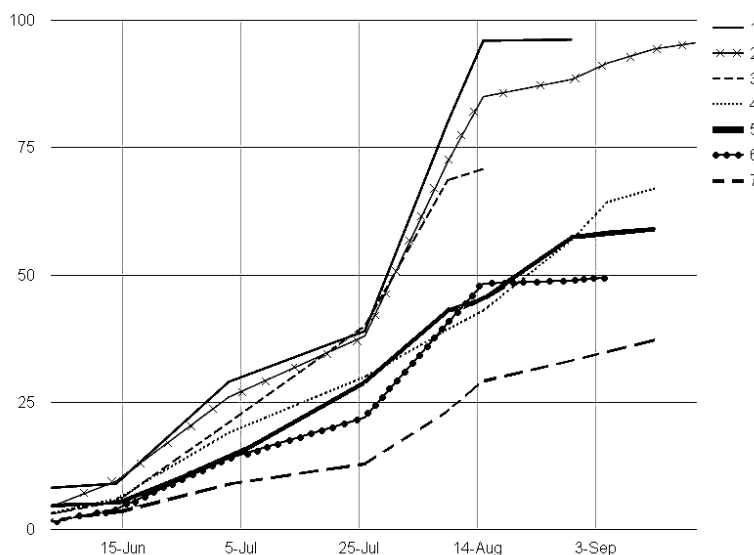


Рис. 2. Ход роста образцов F_1 на экспериментальном участке (вегетационный сезон 2015 г.)
Условные обозначения: 1 – *B. tripartita* гигантская, с Люберецких полей орошения; 2 – *B. frondosa*;
3 – *B. tripartita* f. *minima*; 4 – *B. connata*, морфотип А; 5 – *B. connata*, морфотип В; 6 – *B. tripartita*
var. *tripartita*, 7 – *B. cernua*.

Таблица 1

**Морфометрические признаки таксонов рода *Bidens* в фазе начала семеношения
(интродукционная популяция)**

Образец	Начало фено-фазы	Средняя высота побега	Среднее число междоузлий	Длина листа	Ширина листа
<i>B. tripartita</i> f. <i>minima</i>	15.08	$70,8 \pm 4,1$ 59–92 ($CV = 17$)	$10,0 \pm 0,5$ 10–12 ($CV = 15$)	$9,3 \pm 0,4$ 5,4–11,3 ($CV = 19$)	$1,8 \pm 0,1$ 1,0–2,5 ($CV = 21$)
<i>B. tripartita</i> гигантская	30.08	$96,2 \pm 4,8$ 56–123 ($CV = 22$)	$10,6 \pm 0,3$ 8–12 ($CV = 13$)	$9,2 \pm 0,4$ 7,8–11,5 ($CV = 13$)	$1,5 \pm 0,1$ 1,0–2,1 ($CV = 23$)
<i>B. tripartita</i> var. <i>tripartita</i>	05.09	$49,5 \pm 2,3$ 33–65 ($CV = 18$)	$9,7 \pm 0,3$ 8–12 ($CV = 12$)	$7,7 \pm 0,4$ 4,5–10,5 ($CV = 21$)	$1,6 \pm 0,1$ 1,0–2,0 ($CV = 16$)
<i>B. cernua</i>	13.09	$37,3 \pm 1,9$ 28–46 ($CV = 15$)	$10,2 \pm 0,3$ 9–11 ($CV = 8$)	$8,5 \pm 0,7$ 6,0–10,5 ($CV = 22$)	$0,9 \pm 0,1$ 0,6–1,3 ($CV = 32$)
<i>B. connata</i> морфотип А	13.09	$67,0 \pm 3,1$ 52–73 ($CV = 11$)	$10,2 \pm 0,5$ 8–11 ($CV = 11$)	$10,7 \pm 0,7$ 7,5–12,2 ($CV = 16$)	$2,0 \pm 0,1$ 1,5–2,3 ($CV = 14$)
<i>B. connata</i> морфотип В	13.09	$59,2 \pm 3,5$ 38–72 ($CV = 18$)	$9,8 \pm 0,5$ 7–12 ($CV = 14$)	$10,8 \pm 0,4$ 9,2–12,3 ($CV = 11$)	$1,9 \pm 0,1$ 1,2–2,5 ($CV = 20$)
<i>B. frondosa</i>	20.09	$95,6 \pm 5,9$ 66–125 ($CV = 18$)	$10,5 \pm 0,4$ 9–11 ($CV = 10$)	$11,1 \pm 1,1$ 7,5–15,0 ($CV = 26$)	$2,0 \pm 0,1$ 1,5–2,5 ($CV = 18$)

Примечание. В числителе среднее, в знаменателе амплитуда изменчивости и коэффициент вариации.

Наихудшие показатели роста проявила *B. cernua*: к концу вегетации ее побеги имели высоту всего 28–46 ($37,3 \pm 1,9$) см, хотя в природе родительские особи этого образца имели в два раза большие размеры. По-видимому, мезофитные условия произрастания плохо пригодны для этого гигро-

фитного вида. Напротив, остальные три вида череды обладают достаточно широкой экологической амплитудой и успешно произрастают как в гигрофитных, так и в мезофитных условиях.

б) Фенологический ритм развития. Первые настоящие листья появились у всех образцов через 10 дней после появления всходов. 3 июня, когда у всех растений первая пара листьев полностью распустилась и развивалась вторая-третья пара, мы отметили, что у *B. connata* признак «цельные/рассеченные листья» наследуется. У всех молодых растений, семена которых были собраны с морфотипа В, листочки были цельными и без зубцов, а у тех, которые выросли из семян, собранных с морфотипа А, – первые настоящие листья цельные, с двумя крупными зубцами, а листья второй пары – трехлопастные или трехраздельные (рис. 3). Листья 3-4 пар триждырассеченные (рис. 4), но в ходе дальнейшего развития этот признак не сохраняется: листья срединной формации у обоих морфотипов имеют уже цельную листовую пластинку, иногда с одной сильно вырезанной лопастью.



Рис. 3. Ювенильные особи череды на экспериментальном участке

Условные обозначения: а – *B. cernua*; б – *B. tripartita* var. *tripartita* с – *B. frondosa*; д – *B. connata*, морфотип А; е – *B. tripartita* f. *minima*; ф – *B. connata*, морфотип В; г – *B. tripartita* гигантская, с Люберецких полей орошения.



Рис. 4. Разновидности *B. connata*

Условные обозначения: А – с рассеченными листьями; В – с цельными зубчатыми листьями нижней формации.

Первым (последняя декада июля) в стадию бутонизации вступил образец *B. tripartita* f. *minima*, через 10 дней – остальные два образца *B. tripartita*, оба образца *B. connata* и *B. frondosa*. Последней (к 09.08.15) в стадию бутонизации вступила *B. cernua*.

Цветение у всех образцов наступило через неделю после формирования бутонов, а плодоношение – через неделю после раскрытия корзинок.

В фазу начала семеношения первым вступил образец *B. tripartita* f. *minima* (15.08.15), через 2 недели – *B. tripartita* из семян, собранных Московской обл., и 05.09.15 – типичная форма *B. tripartita*. К 13.09.15 зрелые семянки сформировались у *B. cernua* и у обоих образцов *B. connata*. Последней (20.09.15) вступила в фазу семеношения *B. frondosa*. Длительность фазы семеношения в условиях интродукционной популяции нами не изучена, поскольку как только на растении появлялись зрелые семянки, его выдергивали, но в природе, по нашим наблюдениям, семена продолжают созревать около одного месяца.

с) Строение устьичного аппарата. Листья у всех таксонов рода *Bidens* амфистоматические, то есть устьица у них располагаются и на нижней, и на верхней сторонах листовой пластинки (рис. 5). На нижней стороне преобладает аномоцитный тип устьиц, на верхней стороне отмечены и аномоцитные, и анизоцитные устьица.

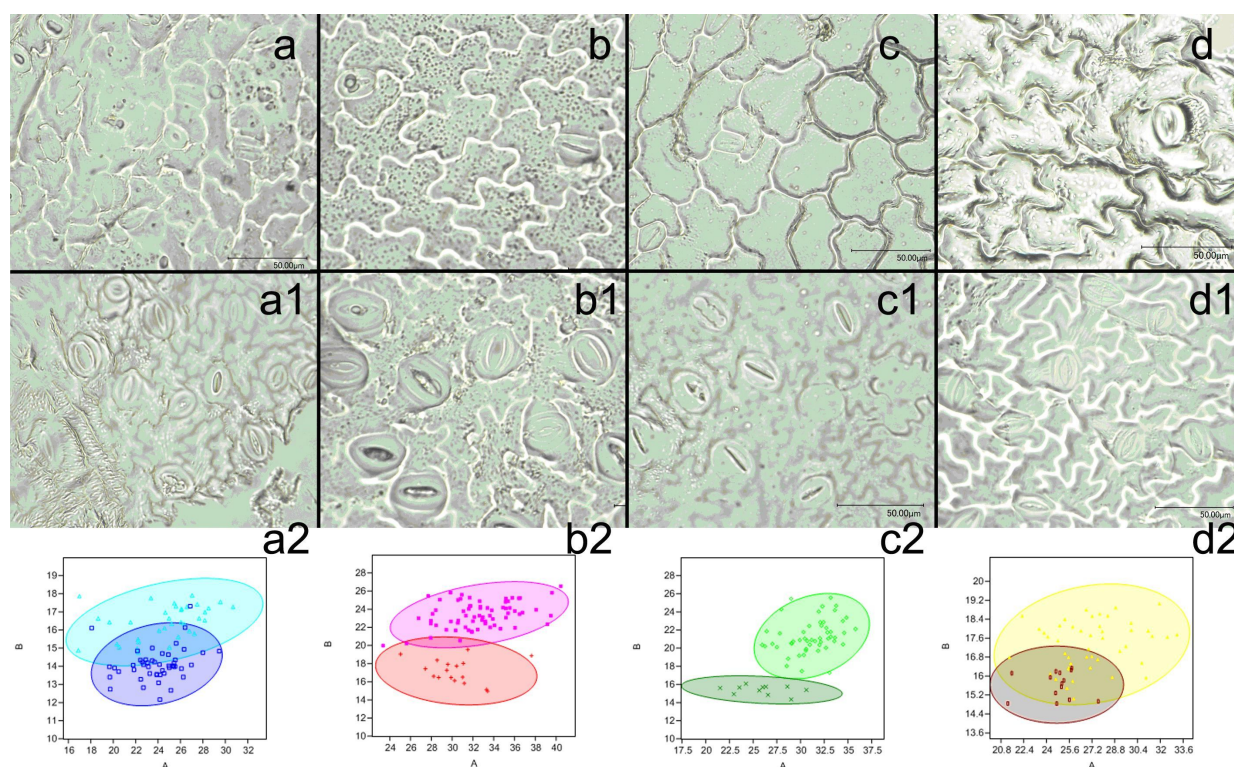


Рис. 5. Строение устьичного аппарата таксонов рода *Bidens*

Условные обозначения: a, b, c, d – верхняя сторона листа; a1, b1, c1, d1 – нижняя сторона листа; a2, b2, c2, d2 – соотношение размеров устьиц на обеих сторонах листовой пластинки; a – *B. cernua*; b – *B. connata*; c – *B. frondosa*; d – *B. tripartita*.

У всех таксонов устьица на нижней стороне листа крупнее, чем на верхней. Наиболее крупные устьица отмечены у *B. frondosa* (на нижней стороне листа средняя длина продольной оси $31,2 \pm 0,3$ мкм, средняя длина экваториальной оси $21,4 \pm 0,3$ мкм, средняя площадь 525 ± 12 мкм²; на верхней стороне листа средняя длина продольной оси $25,9 \pm 0,8$ мкм, средняя длина экваториальной оси $15,2 \pm 0,6$ мкм, средняя площадь 310 ± 17 мкм²). Самые мелкие устьица отмечены у *B. cernua* (на нижней стороне листа средняя длина продольной оси $24,6 \pm 0,6$ мкм, средняя длина экваториальной оси $16,5 \pm 0,3$ мкм, средняя площадь 320 ± 11 мкм²; на верхней стороне листа средняя длина продольной оси $23,9 \pm 0,3$ мкм, средняя длина экваториальной оси $14,1 \pm 0,2$ мкм, средняя площадь 265 ± 6 мкм²). Размеры устьиц у *B. tripartita* и *B. connata* занимают промежуточную позицию.

На нижней стороне листа наиболее многочисленные устьица отмечены для *B. cernua* (12 в поле зрения микроскопа), затем по этому показателю следуют *B. frondosa* (10) и *B. tripartita* с *B. connata* (у обоих видов по 9 устьиц). По числу устьиц на верхней стороне листа также лидирует *B. cernua* (8 в поле зрения микроскопа), затем следуют *B. tripartita* (3) и *B. frondosa* с *B. connata* (у обоих видов по 2 устьица). Путем умножения числа устьиц на их площадь вычислена относительная площадь всех устьиц (площадь транспирации) по отношению к общей площади листовой пластинки. На верхней стороне листа площадь транспирации составляет для трех таксонов 2 %, а для *B. cernua*, имеющей наибольшее число устьиц – 5 %. На нижней стороне листа наибольшая площадь транспирации отмечена для *B. connata* (15 %), а наименьшая – для *B. tripartita* (9%). У *B. cernua* этот показатель равен 10 %, а у *B. frondosa* – 13 %.

Форма устьиц в некоторой степени зависит от их расположения. Только у *B. tripartita* и на верхней, и на нижней стороне листа отношение продольной оси устьица к экваториальной оси (l/d) составляет 1,6. У остальных таксонов на нижней стороне листа устьица более округлые, а на верхней – более удлинённые (у *B. cernua* и *B. frondosa* $l/d = 1,5$ против 1,7; у *B. connata* разница еще существеннее: $l/d = 1,4$ против 1,8).

д) Морфология генеративных органов. Наибольшее число соцветий формирует *B. frondosa* (более ста корзинок на растение), наименьшее – *B. cernua* (до 8 корзинок на растение, табл. 2). Соцветия *B. cernua* имеют два круга наружной обертки, которые различаются по длине листочков (12 мм против 7 мм). У остальных таксонов длина листочков в обоих кругах наружной обертки варьирует слабо. Кроме того, *B. cernua* отличается самыми крупными корзинками, диаметр цветоложа которых больше длины трубчатых цветков, так что форма корзинки уплощенная, и самыми мелкими листочками наружной обертки.

Таблица 2

Морфометрические признаки генеративных органов таксонов рода *Bidens*

Об-разец	Число корзинок	Диаметр верхушечной корзинки (d)	Высота верхушечной корзинки (l)	l/d	Внешний круг наружной обертки			Длина листочков внутр. обертки
					число листочков	длина листочков	ширина листочков	
a	$8,4 \pm 2,6$ 1,0–27,0 CV = 92	$15,8 \pm 0,9$ 11,0–20,0 CV = 17	$9,3 \pm 0,4$ 7,5–11,0 CV = 12	$0,6 \pm 0,0$ 0,4–0,7 CV = 17	$5,2 \pm 0,1$ 5–6 CV = 8	$12,4 \pm 0,9$ 8–17 CV = 22	$1,8 \pm 0,1$ 1,5–2,0 CV = 15	$7,8 \pm 0,7$ 6–10 CV = 22
b	$62,6 \pm 20,4$ 14–137 CV = 73	$9,0 \pm 1,0$ 8,0–10,0 CV = 16	$12,5 \pm 0,5$ 12,0–13,0 CV = 6	$1,4 \pm 0,1$ 1,3–1,5 CV = 10	$5,0 \pm 1,0$ 4–6 CV = 28	$47,5 \pm 2,5$ 45–50 CV = 7	$8,0 \pm 1,0$ 7,0–9,0 CV = 18	$6,5 \pm 0,5$ 6–7 CV = 11
c	$82,6 \pm 27,6$ 15–229 CV = 95	$11,3 \pm 0,4$ 10,0–13,0 CV = 10	$12,3 \pm 0,4$ 11,0–14,0 CV = 8	$1,1 \pm 0,0$ 0,9–1,3 CV = 11	$4,8 \pm 0,3$ 4–6 CV = 15	$47,9 \pm 2,6$ 35–60 CV = 15	$6,1 \pm 0,7$ 3,0–9,0 CV = 31	$8,9 \pm 0,3$ 8–10 CV = 9
d	$123 \pm 50,6$ 14–408 CV = 109	$9,1 \pm 0,6$ 7,0–11,0 CV = 16	$12,7 \pm 0,6$ 10,0–15,0 CV = 13	$1,4 \pm 0,1$ 1,1–1,6 CV = 11	$7,0 \pm 0,3$ 6–8 CV = 12	$22,6 \pm 2,3$ 15–30 CV = 27	$3,4 \pm 0,4$ 2,0–5,0 CV = 32	$7,3 \pm 0,3$ 6–8 CV = 10
e	$39,9 \pm 10,0$ 4–142 CV = 97	$13,6 \pm 0,8$ 8,0–18,0 CV = 21	$12,7 \pm 0,3$ 10,0–15,0 CV = 10	$1,0 \pm 0,1$ 0,7–1,5 CV = 22	$8,3 \pm 0,2$ 7–10 CV = 10	$27,2 \pm 2,1$ 17–45 CV = 30	$5,3 \pm 0,3$ 4,0–7,0 CV = 18	$8,5 \pm 0,2$ 7–10 CV = 9
f	$94,4 \pm 23,4$ 27–196 CV = 70	$12,9 \pm 0,5$ 11,0–15,0 CV = 11	$13,0 \pm 0,4$ 12,0–15,0 CV = 8	$1,0 \pm 0,0$ 0,9–1,2 CV = 12	$7,5 \pm 0,3$ 6–9 CV = 12	$26,3 \pm 1,8$ 20–35 CV = 19	$5,1 \pm 0,6$ 2,0–7,0 CV = 35	$9,3 \pm 0,5$ 7–11 CV = 16
g	$27,6 \pm 4,9$ 3–90 CV = 77	$12,9 \pm 0,5$ 9,0–18,0 CV = 17	$12,6 \pm 0,4$ 10,0–19,0 CV = 15	$1,0 \pm 0,0$ 0,8–1,2 CV = 12	$7,8 \pm 0,3$ 5–9 CV = 14	$23,3 \pm 1,5$ 12–37 CV = 27	$4,2 \pm 0,2$ 3,0–6,0 CV = 23	$9,6 \pm 0,2$ 8–11 CV = 11

Примечание. а – *B. cernua*; b – *B. connata* морфотип А; с – *B. connata* морфотип В; d – *B. frondosa*; е – *B. tripartita* var. *tripartita*; f – *B. tripartita* f. *minima*; g – *B. tripartita* гигантская, с Люберецких полей орошения.

е) Морфометрические признаки пыльцевых зерен. Пыльца таксонов рода *Bidens* среднего размера, изополярная, сфероидальная или широкоэллипсоидальная, с тремя аперттурами (рис. 6). Скульптура шиповатая. Наиболее крупные пыльцевые зерна ($37,6 \pm 0,4 \times 31,3 \pm 0,3$) отмечены для *B. frondosa*, а наиболее мелкие ($31,2 \pm 0,8 \times 25,0 \pm 0,3$) – для *B. cernua* (рис. 7). Размеры пыльцы двух других таксонов занимают промежуточную позицию: у *B. connata* $36,5 \pm 0,8 \times 28,4 \pm 0,4$, у *B. tripartita* $32,6 \pm 0,6 \times 29,2 \pm 0,4$. Средний объем пыльцевого зерна *B. frondosa* составляет 19–20 тыс. мкм³, пыльцевых зерен *B. connata* и *B. tripartita* – 14–16 тыс. мкм³, *B. cernua* – 10–11 тыс. мкм³ (табл. 3).

Фертильность пыльцы у всех таксонов высокая – 70–90 %.

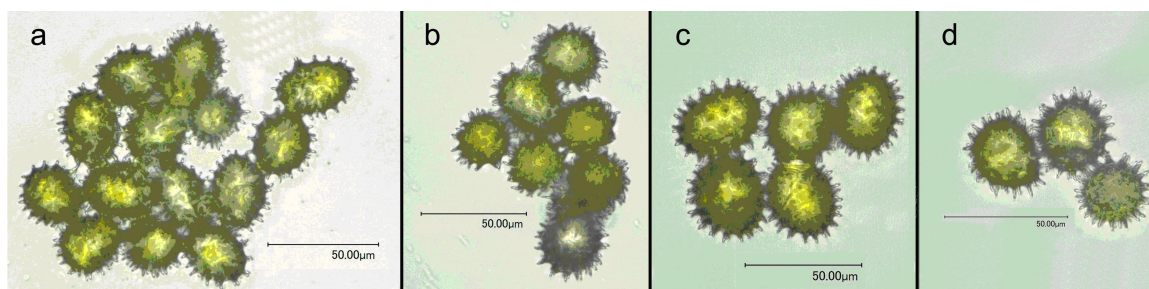


Рис. 6. Пыльцевые зерна видов рода *Bidens*

Условные обозначения: а – *B. cernua*; б – *B. connata*; в – *B. frondosa*; д – *B. tripartita*.

ж) Потенциальная семенная продуктивность. Число семян в корзинке снижается в ряду *B. cernua* ($116,8 \pm 10,2$) → *B. tripartita* ($85,8 \pm 10,7$) → *B. frondosa* ($41,4 \pm 1,9$) → *B. connata* ($40,4 \pm 0,7$). Однако, поскольку *B. cernua* сформировала небольшое число корзиночек, семенная продуктивность одной особи у данного образца была небольшой (рис. 8). Потенциальная семенная продуктивность оказалась наибольшей у *B. tripartita* f. *minima* (более 8 тыс. семян на растение), далее следует *B. frondosa* (более 5 тыс. семян), типичная форма *B. tripartita* (3,5 тыс.), *B. connata* (2,5–3,5 тыс.), гигантская форма *B. tripartita* (2,5 тыс.) и, наконец, *B. cernua* (чуть менее 1 тыс. семян).

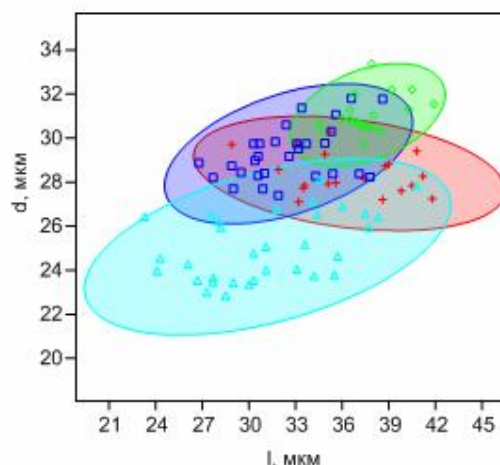


Рис. 7. Соотношение размеров пыльцевых зерен видов рода *Bidens*

Условные обозначения: ▲ *B. cernua*; + *B. connata*; ○ *B. frondosa*; □ *B. tripartita*.

Диагностические морфологические признаки всех изученных видов рода *Bidens* полностью наследуются, причем в потомстве F_1 всех изученных таксонов наблюдается редкое единообразие по высоте и времени вступления в ту или иную фенотипическую фазу. Вариативность этих признаков определяется единичными особями, выросшими из поздних проросших семян.

Неправомерно выделять форму *B. tripartita* f. *minima*, поскольку это выделение идет только по количественным признакам, которые полностью определяются условиями местообитания, тогда как на нормальном агрофоне растения достигают свойственных виду размеров.

Таблица 3

Морфометрические признаки пыльцевых зерен таксонов рода *Bidens*

Таксон	Длина продольной оси, мкм (l)	Длина экваториальной оси, мкм (d)	l/d	Объем, мкм ³
<i>Bidens connata</i>	$36,5 \pm 0,8$ 28,9–41,8 CV = 10	$28,4 \pm 0,4$ 26,1–32,1 CV = 6	$1,3 \pm 0,0$ 1,0–1,5 CV = 12	15554 ± 636 11642–20985 CV = 18
<i>Bidens tripartita</i>	$32,6 \pm 0,6$ 26,8–38,6 CV = 9	$29,2 \pm 0,4$ 25,5–32,9 CV = 7	$1,1 \pm 0,0$ 1,0–1,3 CV = 7	14777 ± 551 9366–20230 CV = 20
<i>Bidens frondosa</i>	$37,6 \pm 0,4$ 34,5–41,9 CV = 5	$31,3 \pm 0,3$ 28,9–34,4 CV = 5	$1,2 \pm 0,0$ 1,1–1,4 CV = 7	19351 ± 499 15427–23666 CV = 12
<i>Bidens cernua</i>	$31,2 \pm 0,8$ 23,3–40,8 CV = 14	$25,0 \pm 0,3$ 22,3–29,5 CV = 8	$1,3 \pm 0,0$ 1,0–1,5 CV = 14	10372 ± 479 6987–18641 CV = 26

Примечание. В числителе – среднее, в знаменателе – амплитуда изменчивости и коэффициент вариации.

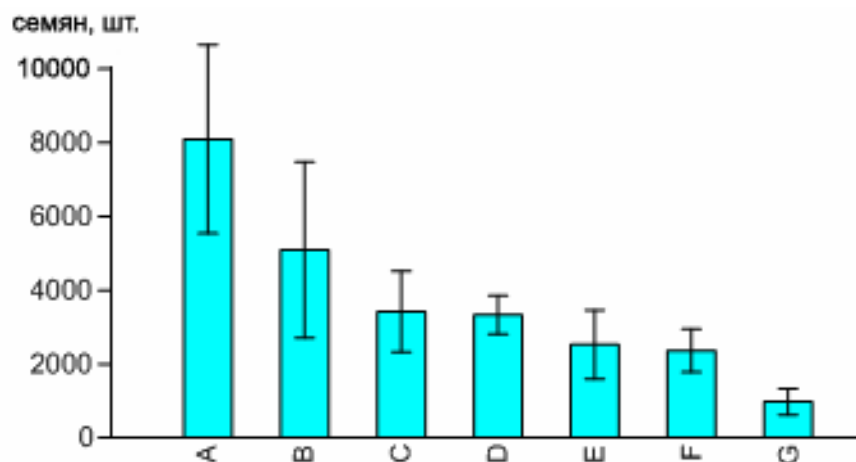


Рис. 8. Семенная продуктивность таксонов рода *Bidens* (число семян на одном растении)

Условные обозначения: А – *B. tripartita* f. *minima*; В – *B. frondosa*; С – *B. tripartita* var. *tripartita*; D – *B. connata*, морфотип А; Е – *B. connata*, морфотип В; F – *B. tripartita* гигантская, с Люберецких полей орошения; G – *B. cernua*.

Признак гигантизма, напротив, в некоторой степени наследуется, возможно, благодаря более крупным семянкам родительских особей. Потомство гигантских материнских растений имело в 1,5–2 раза большую надземную биомассу, чем два других изучаемых образца.

B. tripartita, *B. frondosa* и *B. connata* обладают достаточно широкой экологической амплитудой и успешно произрастают как в гигрофитных, так и в мезофитных условиях. Напротив, *B. cernua* является стенофитным видом, способным нормально расти только в переувлажненных местообитаниях.

Популяция *B. connata* в окрестностях пос. Тасинский состоит из двух совокупностей особей, одна из которых имеет трижды рассеченные листья нижней формации и произрастает в гигрофитных условиях, а другая имеет цельные листья нижней формации и произрастает, в основном, в мезофитных условиях. Поскольку признак рассеченности листа наследуется, мы вправе, согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры [3], расценивать эти две группы особей как разновидности.

Согласно нашим ранее полученным данным, *B. connata* является таксоном гибридного происхождения [4], однако расщепления признаков в потомстве не наблюдается. По всей вероятности, этот таксон не является заносным североамериканским видом, и следует описать его в качестве нового гибридного таксона, по меньшей мере, с двумя разновидностями. Два морфотипа *B. connata* различались по наличию в нижней части побега или трижды рассеченных (морфотип А), или цельных (морфотип В) листовых пластинок. На гербарных образцах обычно эти листья отсутст-

вуют, поскольку рано опадают. Нет этих листьев также ни на изотипе *B. connata* (хранится в Гербарии Академии естественных наук США, Пенсильвания, РН), ни на типовом образце *Bidens decipiens* Warnst. [PRC]. К последнему таксону в течение некоторого времени относили большинство европейских образцов *B. connata*, которые существенно отличаются от типичной формы из естественного ареала в Северной Америке [5]. Этот факт отмечен в монографии Е. Sherff [6], который писал: «...Европейские образцы язычковых цветков не имеют, их первые настоящие листья менее узкие и с более явно выраженным черешком, чем присуще *B. connata*, и с меньшим числом зубчиков на листьях, а зубчики, в свою очередь, обычно более крупные и менее регулярно расположенные. Внешние листочки обертки отчетливо листовидные, хорошо развиты, длиной 3–6 см» [4; 6]. По всей вероятности, Е. Sherff не видел морфотипа с трижды рассеченными листьями, поскольку не упоминает этот признак в своем довольно детальном описании.

Прохождение растениями фенологических фаз развития протекает в следующей последовательности: *B. tripartita* f. *minima* → *B. tripartita* → *B. connata* → *B. cernua* → *B. frondosa*. Различие в сроках между соседними образцами этого ряда составляет 1–2 недели. Соответственно, у *B. tripartita* жизненный цикл длится ~100 дней, а у *B. frondosa* – на 1,5–2 месяца дольше (до 160 дней). Таким образом, этот признак также наследуется, поскольку в природных условиях *B. tripartita* зацветает и формирует зрелые семена на 1,5–2 месяца раньше, чем *B. frondosa*.

Листья таксонов рода *Bidens* амфистоматические. Устьица расположены и на верхней, и на нижней стороне листовой пластинки и относятся к аномоцитному и анизоцитному типам. Размеры устьиц уменьшаются в ряду *B. frondosa* → *B. connata* → *B. tripartita* → *B. cernua*. Однако более существенным признаком является площадь транспирации (произведение площади одного устьица на их число), которая снижается в ряду *B. connata* → *B. frondosa* → *B. cernua* → *B. tripartita*.

У *B. connata*, *B. frondosa* и *B. cernua* на нижней стороне листа устьица более округлые, а на верхней – более удлинённые. У *B. tripartita* форма устьиц более константная – на обеих сторонах листовой пластинки устьица эллипсоидальные.

Морфологические признаки генеративных органов у исследованных видов череды наследуются, диагностические признаки остаются константными.

По морфологическим признакам и фертильности пыльцевых зерен виды рода *Bidens* не различаются. Размеры пыльцевых зерен снижаются в ряду *B. frondosa* → *B. connata* → *B. tripartita* → *B. cernua*, причем у *B. cernua* величина пыльцевых зерен вдвое ниже, чем у *B. frondosa*.

Потенциальная семенная продуктивность в большей степени определяется числом сформировавшихся корзинок, нежели числом семян в корзинке, и сильно зависит от условий произрастания. В среднеувлажненных условиях потенциальная семенная продуктивность видов рода *Bidens* варьирует от 1 до 8 тыс. семян на растение. Принимая во внимание высокую плотность популяций в природных условиях, можно считать, что урожайность череды составляет от полумиллиона до 3,5 млн семян на кв. м.

Выводы

Использование метода создания искусственных интродукционных популяций позволяет оценить константность диагностических признаков того или иного таксона. У видов рода *Bidens* на однородном агрофоне морфологические признаки маловариабельны и полностью наследуются.

Выделять форму *B. tripartita* f. *minima* не следует: миниатюрные размеры всех органов растений не наследуются и определяются лишь неблагоприятными условиями произрастания.

Внутри европейских популяций *B. connata* встречаются две совокупности особей, различающиеся по наследуемым морфологическим признакам и по предпочтению к разным экологическим условиям произрастания. Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, мы рассцениваем эти две группы особей как разновидности.

Благодарности

Авторы выражают сердечную благодарность А.П. Серегину за помощь в поиске *B. connata* и В.Д. Бочкину за вовлечение в исследование гигантской формы *B. tripartita*. Особую признательность авторы приносят М.М. Серебряному за организацию экспериментального участка и детальное обсуждение результатов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Серегин А.П. Важнейшие новые флористические находки во Владимирской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118. Вып. 3. С. 65-66.
2. Формирование устойчивых интродукционных популяций: абрикос, черешня, черемуха, жимолость, смородина, арония / Скворцов А.К., Виноградова Ю.К., Куклина А.Г., Крамаренко Л.А., Костина М.В. М.: Наука, 2005. 186 с.
3. Методические указания к систематике растений. Л.: ВИР, 1986. 210 с.
4. Виноградова Ю.К., Галкина М.А. О возможности гибридного происхождения *B. connata* // XIII Московское совещ. по филогении растений «50 лет без К.И. Мейера»: материалы Междунар. конф. М.: Макс Пресс. 2015. С. 64-69.
5. Mayorov S., Vinogradova J. Formation of secondary distribution range and intraspecific variability of *Bidens connata* // 12th Reunion on Ecology and Magement of Alien Plant Invasions. Pirenopolis, Brazil, 2013. P. 119.
6. Sherff E.E. The genus *Bidens* // Publications of Field Museum of natural history. Botanical series. Vol. XVI. Chicago, U.S.A., 1937. P. 16-74.

Поступила в редакцию 02.12.15

Yu.K. Vinogradova, M.A. Galkina

BIDENS L. IN THE MIDDLE RUSSIA (VARIABILITY AND HERITABILITY OF BIOMORPHOLOGICAL FEATURES)

The taxonomy of the genus *Bidens* L. still remains quite confusing. Indigenous European species are polymorphic and include many forms and varieties. Species diversity of alien samples of bur-marigold is treated by different authors ambiguously; taxonomic rank of plants with intermediate characteristics is unclear. In this connection there is a need to study the variability and heritability of morphological characters of different taxa series by experimental methods.

Complex of *Bidens* taxa growing in Moscow and Vladimir regions has been studied. Seeds of 7 different taxa were sowed in experimental plot for estimating the heritability of biomorphological characters. Variability of the growth rate, phenorhythm, stomata's characters, morphology of generative organs, morphometric characters of pollen grains and seed's production were determined for the F_1 generation. The illegality of segregating *B. tripartita* f. *minima* was postulated, because small size isn't inherited and depends on adverse growing conditions. On the other hand, gigantism sign in *B. tripartita* is inherited to some extent, probably due to the larger achenes of parental species. Two varieties of *B. connata* which differ in heritable morphological characters and adaptation to different soil moisture have been identified.

Keywords: *Bidens*, Vladimir district, growth rate, phenology, pollen, stoma.

REFERENCE

1. Seregin A.P. [The most important new floristic findings in the Vladimir region], *Bjul. Moskovskogo obschestva ispytatelej prirody. Otd. biol.*, 2013, vol. 118, no. 3, pp. 65-66 (in Russ.).
2. Skvorcov A.K., Vinogradova Ju.K., Kuklina A.G., Kramarenko L.A., and Kostina M.V. *Formirovanie ustojchivyyh introdukcionnyh populjacij: abrikos, chereshnja, cheremuha, zhimolostj, smorodina, aronija* [Formation of stable populations of introduction: apricot, cherry, bird cherry, honeysuckle, currant, aronia], M.: Nauka, 2005, 186 p. (in Russ.).
3. *Metodicheskie ukazanija k sistematike rastenij* [Guidelines for the taxonomy of plants], L.: VIR, 1986, 210 p. (in Russ.).
4. Vinogradova Yu.K. and Galkina M.A. [On the possibility of hybrid origin *B. connata*] in *Mater. mezhdunar. konf. "XIII Moskovskoe sovesch. po filogenii rastenij "50 let bez K.I. Mejera"*, M.: Maks Press, 2015, pp. 64-69 (in Russ.).
5. Mayorov S. and Vinogradova J. Formation of secondary distribution range and intraspecific variability of *Bidens connata*, in *Mater. Intern. Conf. "12th Reunion on Ecology and Magement of Alien Plant Invasions"*, Pirenopolis, Brazil, 2013, p. 119.
6. Sherff E.E. The genus *Bidens*, *Publications of Field Museum of natural history, Botanical serie*, vol. XVI, Chicago, U.S.A., 1937, pp. 16-74.

Виноградова Юлия Константиновна,
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник отдела флоры
E-mail: gbsad@mail.ru

Галкина Мария Андреевна,
кандидат биологических наук,
младший научный сотрудник отдела флоры
E-mail: mawa.galkina@gmail.com

ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина
Российской академии наук»
127276, Россия, г. Москва, Ботаническая ул., 4

Vinogradova Yu.K.,
Doctor of Biology, Researcher in chief
E-mail: gbsad@mail.ru

Galkina M.A.,
Candidate of Biology, Junior researcher
E-mail: mawa.galkina@gmail.com

Main Botanical Garden
of Russian Academy of Sciences
Botanicheskaya st., 4, Moscow, Russia, 127276