

УДК 581.5

АДАПТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ АМБРОЗИИ ПОЛЫННОЛИСТНОЙ (*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L., ASTERACEAE) В СВЯЗИ С ЕЕ ПРОДВИЖЕНИЕМ НА СЕВЕР: ОПЫТ БИОКЛИМАТИЧЕСКОГО И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА И МОДЕЛИРОВАНИЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ИНВАЗИВНОГО ВИДА

© 2022 г. А. Н. Афонин¹, *, О. Г. Баранова², Ю. Ю. Кулакова³, Ю. А. Федорова⁴,
Д. Р. Владимиров⁵, А. В. Герус⁶, Е. Ю. Герус⁶, А. Я. Григорьевская⁵, Т. Ю. Закота⁶

¹Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

³Всероссийский центр карантина растений
ул. Пограничная, 32, р. п. Быково, Раменское, 140150 Россия

⁴Уфимский Институт Биологии УФИЦ РАН
просп. Октября, 69, Уфа, 450054 Россия

⁵Воронежский государственный университет
ул. Хользунова, 40, Воронеж, 394068 Россия

⁶Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
ш. Подбельского, 3, Санкт-Петербург, 196608 Россия

*E-mail: acer737@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.10.2021 г.

После доработки 03.11.2021 г.

Принята к публикации 26.11.2021 г.

В основе оперативной генотипической адаптации растений к недостатку тепла лежит регуляция перераспределения ресурсов тепла между вегетативной и генеративной фазами развития. У короткодневных растений, цветущих при сокращающейся длине дня, перераспределение ресурсов тепла между фазами регулируется механизмом фотопериодической чувствительности. Растения, зацветающие при более длинном дне, переходят в генеративную фазу развития раньше и тем самым получают больше ресурсов тепла на созревание семян. При этом сокращается продолжительность и теплообеспеченность вегетативной фазы, в результате чего уменьшается вегетативный рост растений и потенциальная семенная продуктивность. Это приводит к снижению конкурентоспособности растений в ценозах. Оптимальный баланс между продолжительностью вегетативной и генеративной фаз в каждой зоне индивидуален и достигается в процессе естественного отбора генотипов на оптимальный для условий зоны порог фотопериодической чувствительности. В статье рассмотрены особенности порогов фотопериодической чувствительности растений амброзии полыннолистной *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) с южной и северной границ вторичного ареала в связи с особенностями динамики фотопериода и температурных условий их местообитаний. Дается прогноз возможности продвижения ареала к северу, которая связана как с потенциальной вариабельностью генотипов, так и с тенденциями потепления климата.

DOI: 10.31857/S0044459622010080

Условием выживания популяций однолетних видов растений является их способность стабильно из года в год формировать за период вегетации число семян, достаточное для перманентного возобновления популяции. Перманентность воспроизводства достигается сбалансированностью сезонной и многолетней динамики развития растений с локальной динамикой экологических

факторов среды – абиотических и биотических. В условиях дефицита ресурсов тепла цикл онтогенеза растений должен укладываться в период вегетации, возможный на территории их распространения. Потребности растений натурализованной популяции в тепле не могут выходить за пределы теплообеспеченности территории.

Жизненный цикл однолетних растений подразделяется на периоды вегетативного и репродуктивного развития. В вегетативный период происходит рост растений и формирование их габитуса. При этом решаются задачи конкуренции с другими растениями в ценозе и формируется потенциал для последующего продуцирования семян. В репродуктивный период, если рассматривать его от начала пыления и завязывания семян, прекращается вегетативный рост растений, и основные потоки ассимилятов перенаправляются на созревание семян. Оптимальный баланс в распределении ресурсов тепла между вегетативной и репродуктивной фазами может быть разным для разных климатических зон. Удлинение продолжительности и, соответственно, теплообеспеченности одной фазы снижает теплообеспеченность другой. Удлинение продолжительности репродуктивной фазы гарантирует большую вероятность вызревания семян даже в самые холодные годы, но при этом замедляется вегетативный рост растений, в связи с чем, в частности, снижается их конкурентоспособность.

Дата перехода от вегетативного к репродуктивному развитию определяется настройкой чувствительности растений к внешним сигнальным факторам. Для короткодневных видов сигнальным фактором является сокращение длины дня до определенного порогового значения. Зацветание растений при более длинном дне увеличивает период их репродуктивного развития, при более коротком — увеличивает период вегетативного развития.

В основе адаптивной стратегии инвазивных видов растений при продвижении их на север лежит прежде всего модификация систем чувствительности к пороговым значениям сигнальных факторов среды. Генетически обусловленные различия порога фотопериодической чувствительности у растений одной популяции и вариация этих порогов у разных популяций позволяют синхронизировать динамику развития растений с разнообразными локальными особенностями сезонной динамики экологических факторов среды в зоне инвазии. При оптимальном пороге фотопериодической чувствительности растения локальной популяции переходят от вегетативной к репродуктивной фазе развития в оптимальные даты. Оптимальной для перехода к генеративному развитию считается дата, которая обеспечивает наилучший баланс вегетативного и генеративного развития растений популяции, и в итоге как успешное противодействие биоценозическому прессу, так и стабильное и достаточное для перманентного существования популяции воспроизводство фертильных семян.

Амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L.) — вредоносный вид, засоряющий поля

и вызывающий приступы астмы у людей, страдающих аллергией на его пыльцу. Амброзия была занесена в Евразию из Америки и начала свое распространение более столетия назад. В настоящее время северная граница ее массовой натурализации на европейской территории России проходит по Курской, Воронежской, Саратовской областям. Вторичный ареал амброзии до сих пор не стабилизировался. Поэтому перспективы расширения ареала вида вызывают большой интерес и тревогу. *A. artemisiifolia* — короткодневное растение, и ее цветение приходится на конец лета, когда длина дня уменьшается до порогового значения, которое является сигналом для начала цветения (Allard, 1945). Порог зацветания растений северных популяций амброзии приходится на более длинный день, чем южных, т.е. на более ранние даты (Dickerson, Sweet, 1971). Это увеличивает продолжительность репродуктивного периода и предоставляет дополнительные ресурсы тепла, необходимые завязавшимся семенам для созревания. Поэтому потенциал продвижения амброзии на север характеризуется прежде всего размахом вариации особей и популяций вида по значениям порога фотопериодической чувствительности.

В ранее проведенных географических опытах с популяциями амброзии полыннолистной разного происхождения были выявлены различия в сроках зацветания северных и южных популяций (Genton et al., 2005; Leiblein-Wild et al., 2014; Li et al., 2015; Scalone et al., 2016). Было установлено, что растения северных популяций в условиях более высоких широт переходят в генеративную фазу раньше, чем растения южных популяций. При этом связь потенциала распространения и натурализации растений, характеризующихся разными фотопериодическими порогами, с температурными условиями разных климатических зон количественно не оценивалась.

Цель нашего исследования — изучить вариацию порогов фотопериодической чувствительности растений популяций *A. artemisiifolia* разного происхождения, связав ее с региональной динамикой фотопериода и температурных условий периода созревания семян. На основе выявленных закономерностей определить экологический потенциал распространения *A. artemisiifolia* на север.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения за динамикой развития растений популяций *A. artemisiifolia* проводили в 2019–2020 гг. в четырех регионах России: г. Славянск-на-Кубани (Краснодарский край), г. Воронеж, г. Москва и г. Уфа.

Растения местных популяций изучали в естественных условиях в Славянске-на-Кубани (45.23° с.ш., 38.16° в.д.), расположенном в зоне

экологического оптимума амброзии, и в Воронеже (51.72° с.ш., 39.21° в.д.) – вблизи современной северной границы натурализации вида. Изучаемые растения отмечали бирками. В Краснодарском крае изучено 16 нумерованных растений, в Воронеже – 30. Фенологические наблюдения и биометрические измерения проводили на индивидуальных маркированных растениях по единой методике с интервалом в одну неделю. Наблюдения начинали проводить с начала июля – до перехода самых ранних растений в генеративную фазу. Измеряли высоту растений, динамику развития – число пар листьев на главном побеге, регистрировали даты перехода растений в генеративную фазу, начало и интенсивность пыления, дату появления первых зрелых плодов. С начала созревания плодов еженедельно оценивали динамику семенной продуктивности. Для этого проводили сбор созревших плодов со всего растения или, если растение крупное, с модельного среднего по семенной продуктивности побега. В последнем случае семенную продуктивность всего растения рассчитывали перемножением числа созревших плодов на модельном побеге на число побегов на растении.

Кроме наблюдений за местными популяциями, в 2020 г. по аналогичной методике в вегетационных опытах был изучен одинаковый географический набор, включающий растения южной и северных популяций. Изучение проводили на стационарах в Москве (55.64° с.ш., 38.10° в.д.) и Уфе (54.76° с.ш., 56.13° в.д.), расположенных несколько севернее границы натурализации амброзии. Для посева были использованы семена, собранные в 2019 г. Семена растений южной популяции были собраны в Славянске-на-Кубани на дамбе р. Протоки, координаты 45.25° с.ш., 38.16° в.д. Семена растений трех популяций с северной границы вторичного ареала (северные популяции) были собраны на пустыре в Воронеже (51.72° с.ш., 39.21° в.д.) и на обочинах автомобильных дорог вблизи с. Каплино (Белгородская обл.; 51.35° с.ш., 37.82° в.д.) и п. Горшечного (Курская обл.; 51.52° с.ш., 37.99° в.д.). Наблюдения проводили за 10 растениями популяций разного происхождения, выращиваемыми в естественных климатических условиях.

Перевод фенологических дат в градусо-дни (суммы активных температур выше 10°C) производили по среднесуточным температурным данным ближайших метеостанций. Корректность использования метеостанционных данных для конкретных условий стационаров проверялась данными, снятыми с логгеров, которые закладывали на стационарных площадках. За порог активной вегетации амброзии принимали температуру выше 10°C. При оценке связи динамики развития амброзии с температурным фактором рассчитывали кумулятивные показатели сумм ак-

тивных температур с порогом выше 10°C (САТ₁₀). По аналогичной методике проводили наблюдения и в географических опытах на стационарах.

Примененная при оценке экологического потенциала продвижения *A. artemisiifolia* на север методика эколого-географического анализа и моделирования описана в работе А.Н. Афонина и Ю.В. Соколовой (2018). Для проведения эколого-географического моделирования были составлены карты сумм температур за период созревания семян – от даты начала пыления (переход через фотопериодические пороги 14, 15 и 15.5 ч) до окончания активной вегетации: карты САТ₁₀ФП₁₄, САТ₁₀ФП₁₅, САТ₁₀ФП_{15.5}.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СУММ ТЕМПЕРАТУР, НЕОБХОДИМЫХ ДЛЯ СОЗРЕВАНИЯ СЕМЯН *A. ARTEMISIIFOLIA*

Продолжительность созревания семян обусловлена температурным фактором. Считается, что длина дня не оказывает влияния на продолжительность созревания семян от момента их завязывания (Deen et al., 1998). Завязывание семян происходит при попадании пыльцы на рыльце пестика. В качестве маркера начала завязывания семян была принята фенологическая дата начала пыления. Суммы температур, необходимые для созревания первых семян маркированных растений, определяли как разницу между накопленными САТ₁₀ на дату появления первых зрелых плодов на растении и САТ₁₀ на дату начала пыления.

Средние значения САТ₁₀ за период созревания семян отличались у исследованных южных и северных популяций в их естественных местообитаниях (табл. 1).

Для успешной адаптации к условиям северной зоны начало пыления амброзии должно приходиться на дату, сумма температур от которой до конца вегетации гарантированно составляет не менее достаточных значений для вызревания минимального пула семян. Для северной воронежской популяции минимальное количество САТ₁₀, достаточных для появления первых зрелых семян, составляет по нашим наблюдениям 608°C.

РОЛЬ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ В АДАПТАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ *A. ARTEMISIIFOLIA* К ЛОКАЛЬНЫМ УСЛОВИЯМ ТЕПЛОБЕСПЕЧЕННОСТИ

Пыление амброзии растянуто во времени и начинается, как правило, с раскрытия нескольких цветков самых нижних корзинок терминальной кисти. В последующие дни последовательно раскрываются и пылят остальные цветки корзинок. Одновременно, по мере созревания верхних

Таблица 1. Суммы активных температур ($САТ_{10}$), необходимые для появления первых зрелых семян *A. artemisiifolia* на растениях двух популяций разного происхождения в их естественных местообитаниях

Параметры	Суммы активных температур, °С	
	южная (славянская)	северная (воронежская)
Среднее	716	608
Минимальное	374	503
Максимальное	1009	794
Стандартное отклонение (SD)	167.6	68.1
Количество растений	16	30

корзинок кисти, их цветки также переходят к последовательному пылению. Боковые кисти дифференцируются и переходят к цветению позднее, чем терминальная. Все это в итоге приводит к растянутости периода пыления особи.

Отдельные особи популяции несколько различаются по порогу чувствительности к фотопериодическому сигналу, что приводит к неодновременности их зацветания и еще большей растянутости периода пыления в целом. Например, по наблюдениям на Славянском стационаре (45.2° с.ш.), самое раннее из отмеченных растений местной популяции начало пылить 7 августа при 14.5-часовом дне (т.е. при длине дня 14 ч 30 мин) и завершило пыление 4 сентября. Самые поздние из отмеченных в Славянске растений начинали пыление в начале сентября (13.1-часовой день) и закончили пылить в конце сентября. Таким образом, пыление особи может быть растянуто на месяц, а для популяции в целом этот период может длиться до двух месяцев и более. Средняя для всех изученных растений местной славянской популяции дата начала пыления пришлась на 20 августа. Длина дня на эту дату составила 13.9 ч. Эту длину дня можно считать фотопериодическим порогом пыления местной популяции амброзии, хотя понятно, что фотопериодический сигнал был принят растениями еще раньше, и переход в пылящее соцветие потребовал некоторого времени.

В Славянске подобная настройка механизма фотопериодического порога пыления приводит к тому, что первые завязи семян у растений местной популяции начинают образовываться в среднем с 20 августа, и до окончания периода активной вегетации на созревание семян популяция имеет $САТ_{10}$ порядка 1158°C за среднелетний период (рис. 1).

Учитывая, что на юге для формирования зрелых плодов *A. artemisiifolia* от момента их завязывания достаточно порядка 716°C (табл. 1), а физиологические $САТ_{10}$ от даты появления первых зрелых плодов до массового плодоношения составляют порядка 300°C , ориентация на 13.9-часовой день гарантирует популяции амброзии полыннолистной в условиях южной зоны стабильную теплообеспеченность периода вызревания не только самых ранних завязей, но и самой массо-

вой когорты семян, завязавшихся в период пика пыления.

Однако подобная настройка механизма фотопериодической чувствительности не универсальна в экологическом отношении для условий других зон. В географическом опыте 2020 г. растения южной славянской популяции, посеянные на более северных стационарах – в Москве (55.6° с.ш.) и Уфе (54.7° с.ш.), – перешли к пылению при длине дня, близкой к той, при которой они начинали пылить в Славянске – 13.6- и 13.5-часовой день соответственно (табл. 2). Но такая длина дня в Москве, в отличие от Славянска, приходится не на вторую декаду августа, а на 4 сентября. По среднелетним данным сумма активных температур выше 10°C от этой даты до конца активной вегетации составляет в Москве всего 238°C . Поэтому ресурсов тепла в Москве в среднелетнем аспекте недостаточно для созревания семян даже самых раннеспелых растений славянской популяции. Условия осени конкретного 2020 г. в Москве были аномально теплыми, и сумма активных температур от 4 сентября до конца вегетации составила 499°C . Но и этой суммы температур хватило на формирование только сравнительно небольшого количества зрелых семян у самых раннеспелых растений славянской популяции (табл. 3).

Как происходила адаптация *A. artemisiifolia* к условиям более северной зоны? Продвижение амброзии полыннолистной на север происходило постепенно из южного очага – предположительно, из Предкавказья и/или Крыма (Марьюшкина, 1986; Afonin et al., 2018) с начала 20-го столетия. Возможность продвижения обеспечивалась естественным отбором адаптированных к северным условиям генотипов из первоначальной инвазивной популяции и, возможно, дополнительным внешним заносом генотипов, еще более адаптированных к условиям северных зон (Genton et al., 2005). К настоящему времени некоторые из самых северных натурализовавшихся популяций *A. artemisiifolia* отмечены на севере Курской и Воронежской областей.

Стационарное изучение местной популяции амброзии в Воронеже показало, что растения с северной границы вторичного ареала отличаются

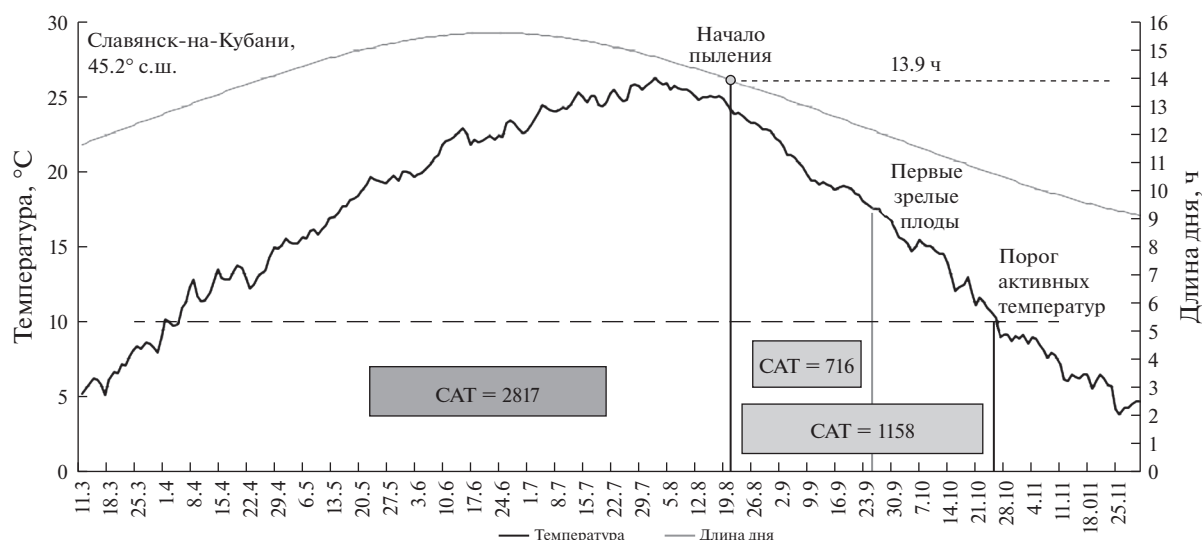


Рис. 1. Теплообеспеченность (50-процентная) периода созревания семян местной популяции *A. artemisiifolia* в Славянске-на-Кубани за период 1989–2018 г. Ориентация начала пыления на 13.9-часовой день в условиях Славянска-на-Кубани за среднемноголетний период предоставляет местной популяции сумму активных температур 1158°C с порогом выше 10°C на созревание семян от начала их завязывания до окончания периода вегетации. САТ₁₀ периода вегетативного роста при этом составляет 2817°C (соответствует площади фигуры между осью абсцисс, линией графика и отрезками, спроецированными из соответствующих пограничных точек графика на ось абсцисс).

от растений южных популяций прежде всего порогом фотопериодической чувствительности. Самые ранние растения местной популяции начинали пыление в Воронеже 31 июля, т.е. при 15.5-часовом дне, самые поздние 20 августа – при 14.4-часовом дне. Средняя по отмеченным растениям местной воронежской популяции дата начала пыления пришлась в 2020 г. на 10 августа, длина дня на эту дату (фотопериодический порог завязывания семян местной популяции) составила 14.9 ч. В условиях Воронежа среднемноголетняя 50-процентная теплообеспеченность периода от начала пыления местных популяций, если оно ориентировано на 14.9-часовой день, составляет до окончания активной вегетации САТ₁₀ = 819°C (рис. 2).

Учитывая, что для созревания первых семян от даты начала пыления воронежской популяции необходима САТ₁₀ = 608°C (табл. 1), а САТ₁₀ от даты начала плодоношения до массового плодоношения составляет порядка 300°C, ориентация на

14.9-часовой день гарантирует воронежской популяции амброзии полыннолистной в местных условиях стабильную теплообеспеченность периода вызревания семян только ранних генотипов. Вероятность вызревания семян, завязавшихся в пик пыления изученной местной популяции, составляет в условиях Воронежа менее 50%. Смещение пика пыления на дату негарантированного вызревания семян может быть обусловлено как недолгой историей распространения *A. artemisiifolia* в Воронежской области, так и эффективностью механизма твердосемянности, позволяющего надежно депонировать семена более урожайных позднеспелых генотипов в почвенном банке. В такой ситуации механизм адаптации, базирующийся на производстве большего числа семян при меньшей гарантии, может иметь преимущество перед механизмом, основывающимся на гарантированном во всем ряде лет вызревании небольшого числа семян.

Таблица 2. Длина дня на даты начала пыления южной и северных популяций *A. artemisiifolia* в местах натурализации и при высаживании их на северных стационарах

Место		Славянская (Краснодарский край, 45.2° с.ш.)	Воронежская (Воронежская обл., 51.6° с.ш.)	Горшечное (Курская обл., 51.5° с.ш.)	Каплино (Белгородская обл., 51.4° с.ш.)
В местных условиях	Дата	20 августа	10 августа	–	–
	Длина дня, ч	13.9	14.9	–	–
В Москве (55.6° с.ш.)	Дата	4 сентября	15 августа	13 августа	10 августа
	Длина дня, ч	13.6	15.1	15.2	15.4
В Уфе (54.7° с.ш.)	Дата	4 сентября	16 августа	12 августа	1 августа
	Длина дня, ч	13.5	14.8	14.9	15.8

Таблица 3. Семенная продуктивность растений популяций *A. artemisiifolia* разного происхождения на Московском стационаре в связи с количеством тепла (CAT_{10}) за период созревания их семян (стационар ВНИИКР, Москва, 55.6° с.ш., 2020 г.)

Параметры	Славянская (Краснодарский край, 45.2° с.ш.) (n = 10)		Воронежская (Воронежская обл., 51.6° с.ш.) (n = 10)		Каплино (Белгородская обл., 51.4° с.ш.) (n = 10)		Горшечное (Курская обл., 51.5° с.ш.) (n = 7)	
	среднее	SD	среднее	SD	среднее	SD	среднее	SD
CAT_{10} от начала пыления до конца активной вегетации, °C	499	58.6	845	51.0	927	126.9	877	173.4
Средняя семенная продуктивность на растение	264	458.4	1083	429.1	1399	410.3	1210	410.8

Аналогичными фотопериодическими порогами, способствующими раннему началу пыления, характеризуются растения и других популяций с северной границы распространения *A. artemisiifolia* на европейской территории России: Горшечное (Курская обл.) – 14.9–15.2-часовой день, Каплино (Белгородская обл.) – 15.4–15.8-часовой день (табл. 2).

Отметим, что растения одной популяции в условиях разных зон зацветают при примерно одинаковой длине дня, и что растения северных популяций зацветают при более длинном дне, чем южных.

Отбор генотипов, ориентированных на зацветание при более длинном дне, в условиях северного предела распространения *A. artemisiifolia* приводит к удлинению репродуктивного периода за счет сокращения периода вегетативного роста. В Воронежской области среднедолголетняя теп-

лообеспеченность периода вегетативного роста для местной натурализовавшейся популяции составляет $CAT_{10} = 1994^{\circ}C$ по сравнению с $2817^{\circ}C$ для местной популяции, натурализовавшейся в Славянске-на-Кубани (рис. 1 и 2). Сокращение периода вегетативного роста приводит к уменьшению теплообеспеченности этого периода и формированию упрощенного габитуса растений, а, следовательно, к падению конкурентоспособности растений в фитоценозе. Конкурентоспособность может снижаться как непосредственно из-за замедления вегетативного роста, а значит высоты растений, проективного покрытия листьев, мощности корневой системы, так и из-за сокращения потенциала семенной продуктивности, которая может быть связана с уменьшением перечисленных параметров и числа плодоносящих побегов. В Краснодарском крае мощные растения *A. artemisiifolia* конкурентоспособны в по-

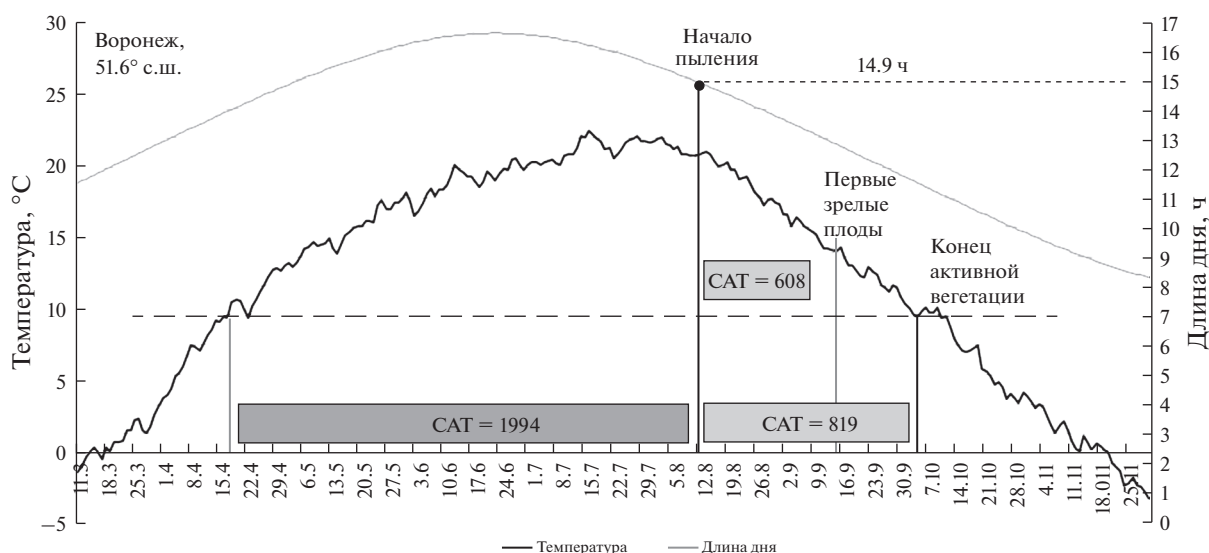


Рис. 2. Теплообеспеченность (50%-ная) периода созревания семян местной популяции *A. artemisiifolia* в Воронеже за период 1998–2018 гг. Ориентация начала пыления на 14.9-часовой день в условиях Воронежа предоставляет местной популяции в среднем за многолетний период сумму активных температур $CAT_{10} = 819^{\circ}C$ на созревание семян от начала их завязывания до окончания периода вегетации.

Таблица 4. Теплообеспеченность периода созревания семян *A. artemisiifolia* по десятилетиям в Москве и Воронеже с 1989 по 2018 год (выражена в числе лет из 10 с $CAT_{10} \geq 608^{\circ}C$)

Метеостанции	Москва (27612)				Воронеж (34123)			
	14 ч/30.08*	15 ч/16.08	15.5 ч/9.08	16 ч/2.08	14 ч/24.08	15 ч/9.08	15.5 ч/31.07	16 ч/21.07
1989–1998	0	2	5	8	2	10	10	10
1999–2008	0	6	10	10	3	10	10	10
2009–2018	0	7	10	10	7	10	10	10

* В условиях Москвы дата перехода длины дня через 14 ч приходится на 30 августа.

севах подсолнечника и кукурузы. На севере Воронежской области амброзия уходит с полей и ее значительно более мелкие растения распространены преимущественно в рудеральных местообитаниях с нарушенным растительным покровом – на откосах дорог, участках строительства. Приспосабливаясь к условиям северной зоны увеличением продолжительности репродуктивного периода и, соответственно, повышая его теплообеспеченность, амброзия жертвует конкурентоспособностью в ценозах.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ПРОДВИЖЕНИЯ *A. ARTEMISIIFOLIA* НА СЕВЕР: ВПЕРЕДИ МОСКВА?

Насколько соответствует фотопериодическая настройка растений *A. artemisiifolia* с современной северной границы ареала возможности дальнейшего продвижения этого вида на север? Ответ на этот вопрос дает опыт выращивания растений *A. artemisiifolia* севернее современного предела распространения амброзии.

В проведенном нами в 2020 г. географическом опыте в Москве растения воронежской популяции начинали пыление 15 августа при 15.1-часовом дне – это примерно соответствует пороговой длине дня на дату начала пыления растений этой популяции и под Воронежем (14.9 ч). В условиях теплого 2020 г. сумма активных температур от этой даты до конца вегетации составила $845^{\circ}C$ (рис. 3б), примерно столько, сколько характерно в среднем и для Воронежа. Такое количество тепла позволило растениям воронежской популяции образовать в 2020 г. в Москве существенное число зрелых семян – более тысячи на растение. В условиях аномально теплого года аналогичную высокую семенную продукцию в условиях Москвы продемонстрировали растения и других популяций амброзии с северных границ ее распространения – из Белгородской и Курской областей (табл. 3).

Однако средняя (50%-ная) за последние 30 лет теплообеспеченность в Москве за период от 15 августа до осеннего перехода среднесуточной температуры через $10^{\circ}C$ составляет только $554^{\circ}C$ (рис. 3а).

Такое количество тепла является недостаточным для стабильного ежегодного вызревания семян воронежских генотипов.

Метеостанционные архивные данные позволяют проанализировать динамику теплообеспеченности периода созревания семян *A. artemisiifolia* в последние десятилетия. Если считать $CAT_{10} = 608^{\circ}C$ (табл. 1) от начала пыления до конца активной вегетации минимумом, достаточным для вызревания необходимого для натурализации амброзии полыннолистной числа семян, то в Москве количество тепла, достаточное для вызревания самых ранеспелых из известных генотипов, приступающих к пылению при 15.5-часовом дне, в период 1989–1998 гг. отмечалось в 5 годах из 10 (табл. 4).

В последующие два десятилетия наблюдалось потепление климата, и теплообеспеченность последовательно возрастала. С 1999 г. для генотипов с порогом зацветания 15.5 ч все годы в Москве были достаточно теплыми для формирования того или иного числа семян. То, что такие генотипы до сих пор не получили распространения в Москве, может быть объяснено их редкостью (в популяции Горшечного таких растений примерно 1 из 10, в Каплинской популяции – 4 из 10), пониженной конкурентоспособностью ранеспелых генотипов, эффективной работой карантинных служб – массированные укусы обочин и рудеральных местообитаний в городской черте стали повсеместным в последнее десятилетие. Также это может быть обусловлено длительностью инвазионного процесса: отбора устойчивых генотипов, их размножения и распространения.

КАРТОГРАФИРОВАНИЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА ПРОДВИЖЕНИЯ *A. ARTEMISIIFOLIA* НА СЕВЕР

Биоэкологические исследования предоставляют данные, необходимые для прогноза распространения и сезонного развития видов. Ключевыми параметрами для биоклиматического прогноза распространения короткодневных видов растений являются вариации порогов чувствительности к сигнальным факторам среды и суммы температур, необходимые для прохождения ключевых фаз развития. Количественные параметры, полученные нами в результате стационарных гео-

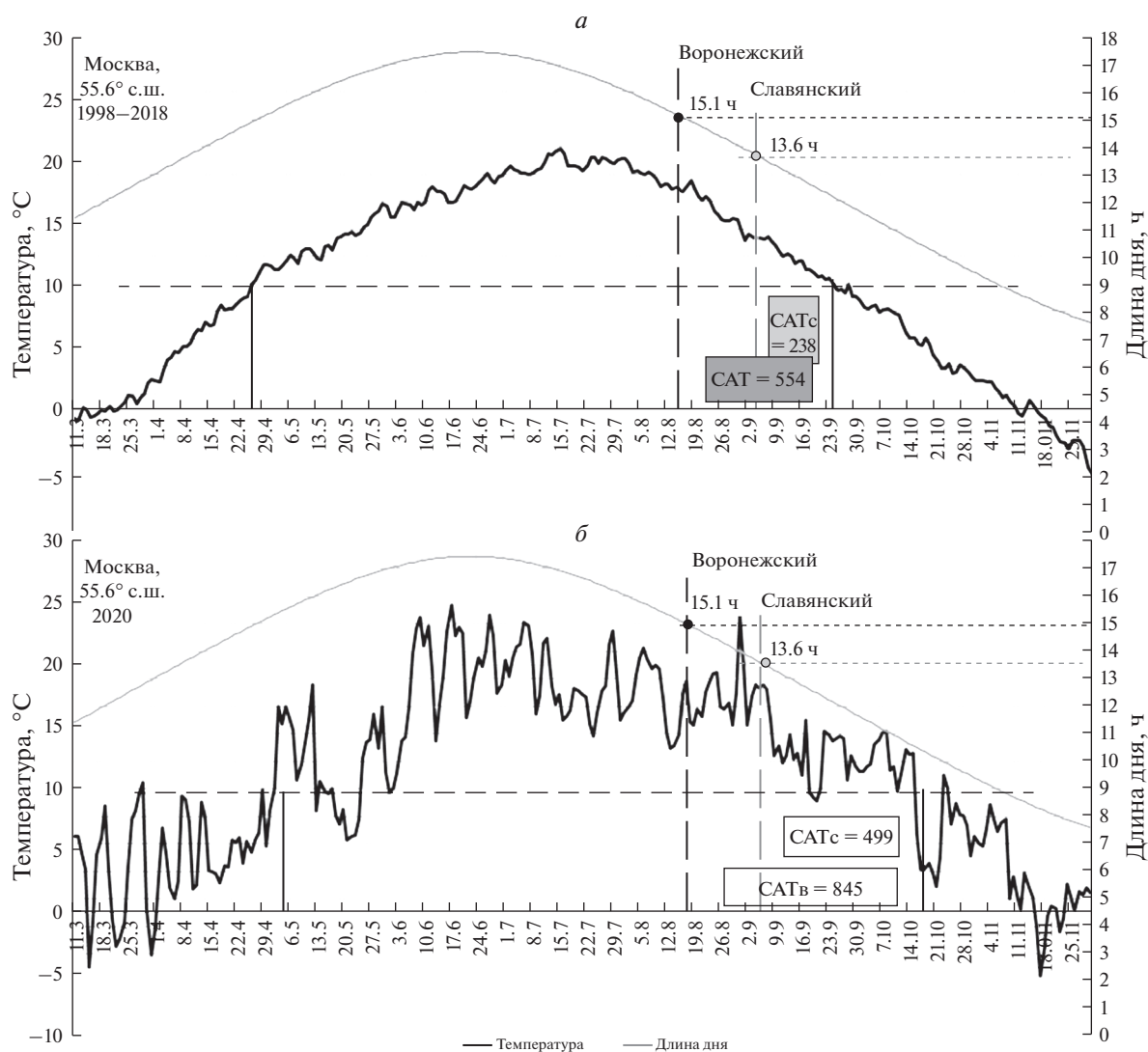


Рис. 3. Теплообеспеченность (50%-ная) периода созревания семян популяций *A. artemisiifolia* из Воронежа (51.6° с.ш.) и Славянска-на-Кубани (45.2° с.ш.) в Москве за период 1998–2018 гг. (а), и количество тепла за период созревания семян этих популяций в 2020 году (б). Ориентация начала пыления южной славянской популяции на 13.6-часовой день в условиях Подмоскovie предоставляет ей в среднем сумму активных температур 238°С с порогом выше 10°С на созревание семян от начала их завязывания – этого недостаточно для созревания семян. Более северная воронежская популяция, ориентированная на зацветание в условиях Подмоскovie на 15.1-часовой день, имеет в среднем $CAT_{10} = 554^{\circ}C$, чего также недостаточно для формирования стабильного ежегодного урожая семян.

графических исследований и проведенного биоклиматического анализа популяций амброзии разного происхождения, позволяют уточнить эколого-географический потенциал продвижения на север генотипов *A. artemisiifolia* с разными фотопериодическими порогами пыления и представить потенциал натурализации амброзии в картографическом виде.

Мы рассмотрели перспективы продвижения на север генотипов с порогами начала пыления при 14-, 15-, 15.5- и 16-часовом дне. Были составлены четыре карты сумм активных температур с соответствующими фотопериодическими порогами: $CAT_{фп14}$, $CAT_{фп15}$, $CAT_{фп15.5}$ и $CAT_{фп16}$. Пределом распространения считали изолинии сумм

температур 608°С (см. табл. 1). Генотипы, переходящие к пылению при более коротком дне (более позднеспелые), имеют меньший потенциал распространения на север. Самые раннеспелые из известных к настоящему времени генотипы, переходящие к пылению при 15.5-часовом дне, имеют наибольший потенциал распространения и в условиях современного климата способны натурализоваться на европейской территории России и сопредельных стран: до северных границ Литвы, Минской, Могилевской, Брянской, Ульяновской и Тульской областей, юга Московской и севера Рязанской области, Мордовии, юга Татарстана и Башкортостана (рис. 4).

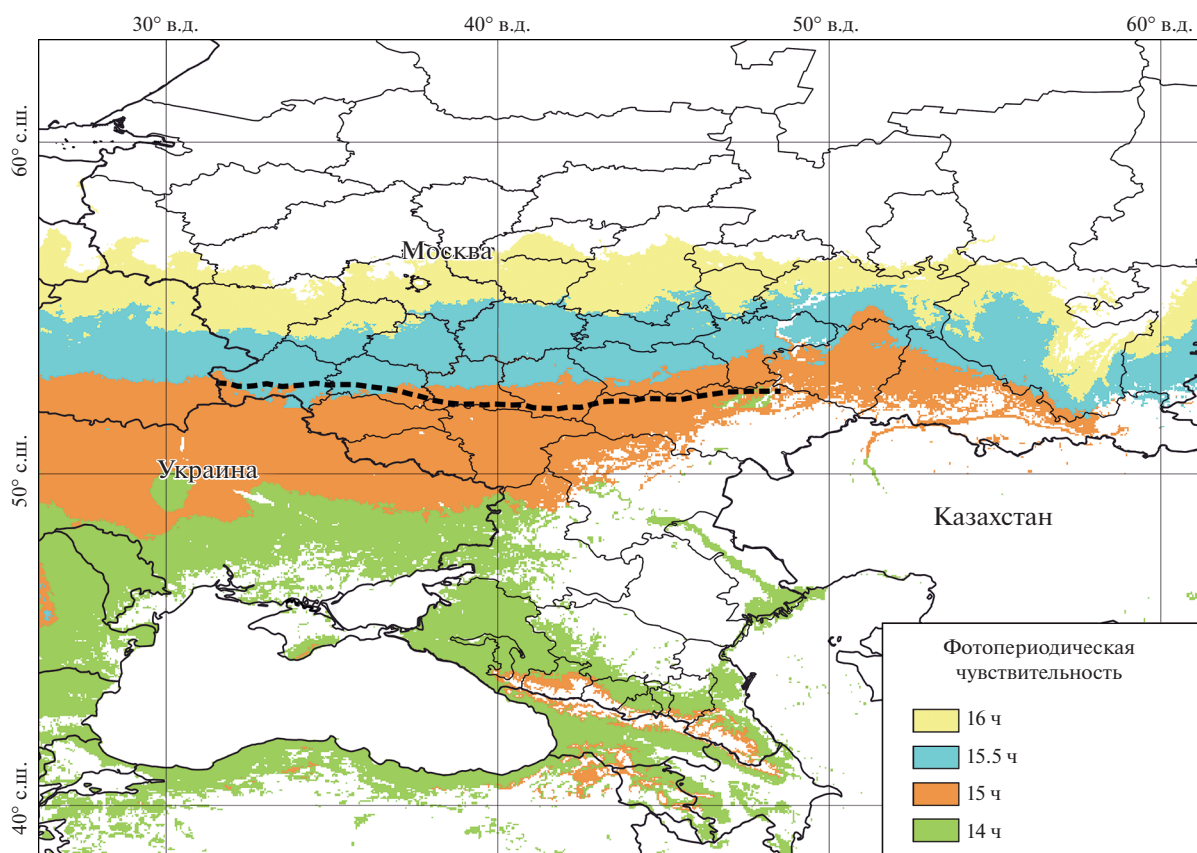


Рис. 4. Эколого-географический потенциал распространения на север европейской территории России экотипов *A. artemisiifolia* с разной фотопериодической чувствительностью. Синим цветом показана зона, к условиям теплообеспеченности которой могут адаптироваться растения, начало пыления которых ориентировано на 15–15.5-часовой день. Оранжевая зона оптимальна для экотипов, ориентированных на пыление при более чем 14-часовом дне. Зеленая зона по условиям теплообеспеченности периода созревания семян пригодна для экотипов с порогом фотопериодической чувствительности менее 14 ч. В отмеченной желтым зоне возможна натурализация предполагаемых генотипов с фотопериодической чувствительностью 15.5–16 ч или фотопериодически нейтральных. Следует отметить, что распространение амброзии на юго-восток сдерживается дополнительным лимитирующим фактором – недостаточной влагообеспеченностью. Пунктирной линией показана современная северная граница натурализации *A. artemisiifolia* в России.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показывает, что основным оперативным механизмом адаптации короткодневных видов растений при продвижении в высокие широты служит изменение порогов их фотопериодической чувствительности. Растения характеризуются широкой вариацией фотопериодической чувствительности как на меж-, так и внутривидовом уровне. Диапазон вариации фотопериодической чувствительности характеризует адаптивный потенциал видов при продвижении их в высокие широты.

Изучение диапазона порогов фотопериодической чувствительности популяций предоставляет исследователям инструмент для прогноза распространения видов на север.

Исследование фотопериодических порогов перехода к репродуктивной фазе популяций *A. artemisiifolia* показывает, что вид обладает потенци-

алом распространения до широты Москвы. Аклиматизация самых раннеспелых генотипов в Москве тем более вероятна, поскольку город является островом тепла. Появление более раннеспелых (с 16-часовым порогом), в том числе фотопериодически нейтральных генотипов, и дальнейшее потепление климата могут продвинуть потенциальную границу распространения *A. artemisiifolia* еще дальше на север. Сдерживающим экспансию фактором может служить снижение конкурентоспособности раннеспелых генотипов *A. artemisiifolia* в фитоценозах и эффективная работа служб защиты растений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-05-00610А.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит результатов каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афонин А.Н., Соколова Ю.В., 2018. Эколого-географический анализ и моделирование распространения биологических объектов с использованием ГИС. СПб.: Изд-во ВВМ. 121 с.
- Марьюшкина В.Я., 1986 Амброзия полыннолистная и основы биологической борьбы с ней. Киев: Наука думка. 120 с.
- Afonin A.N., Luneva N.N., Fedorova Y.A., Kletchkovskiy Yu.E., Chebanovskaya A.F., 2018. History of introduction and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in the European part of the Russian Federation and in the Ukraine // EPPO Bull. V. 48. № 2. P. 266–273.
- Allard H.A., 1945. Flowering behavior and natural distribution of the Eastern ragweeds (*Ambrosia*) as affected by length of day // Ecology. V. 26. № 4. P. 387–394.
- Deen W., Hunt T., Swanton C.J., 1998. Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) // Weed Sci. V. 46. P. 555–560.
- Dickerson C.T., Sweet R.D., 1971. Common ragweed ecotypes // Weed Sci. V. 19. № 1. P. 64–66.
- Genton B.J., Shykoff J.A., Giraud T., 2005. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction // Mol. Ecol. V. 14. № 14. P. 4275–4285.
- Leiblein-Wild M., Tackenberg O., 2014. Phenologic variation of 38 European *Ambrosia artemisiifolia* populations measured in a common garden experiment // Biol. Invasions. V. 16. № 9. P. 2003–2015.
- Li X.-M., She D.-Y., Zhang D.-Y., Liao W.-J., 2015. Life history trait differentiation and local adaptation in invasive populations of *Ambrosia artemisiifolia* in China // Oecologia. V. 177. № 3. P. 669–677.
- Scalone R., Lemke A., Štefanić E., Kolseth A.-K., Rašić S., Andersson L., 2016. Phenological variation in *Ambrosia artemisiifolia* L. facilitates near future establishment at northern latitudes // PLoS One. V. 11. № 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166510>

Adaptive potential of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L., Asteraceae) in connection with its movement to the north: The experience of bioclimatic and ecological niche analysis of the invasive species

A. N. Afonin^{a, *}, O. G. Baranova^b, Yu. Yu. Kulakova^c, Yu. A. Fedorova^d, D. R. Vladimirov^e, A. V. Gerus^f, E. Yu. Gerus^f, A. Ya. Grigorjevskaja^e, and T. Yu. Zakota^f

^aSaint-Petersburg State University
Universitetskaya nab., 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

^bKomarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov str., 2, St. Petersburg, 197376 Russia

^cAll-Russian Plant Quarantine Center
Pogranichnaya str., 32, Bykovo, Ramenskoe, 140150 Russia

^dInstitute of Biology, Ufa Research Center of RAS
October ave., 69, Ufa, 450054 Russia

^eVoronezh State University
Kholzunova str., 40, Voronezh, 394068 Russia

^fAll-Russian Research Institute of Plant Protection
Podbelskogo, 3, Saint Petersburg, 196608 Russia

*e-mail: acer737@yandex.ru

The fast genotypic adaptation of plants to the heat resources deficiency is based on the regulation of heat reserve redistribution between the vegetative and generative stages of development. The mechanism of photoperiodic sensitivity launches the process of heat redistribution in short-day plants. The plants that begin blooming on longer day form a generative stage of development earlier and receive more heat resources for seeds ripening. Both the duration of the vegetative phase and heat supply during this period shorten, as a result the vegetative growth of plants and potential seed productivity decline. This causes a weakening of competitiveness in plant communities. The optimal balance between the duration of the vegetative and generative stages of development in each geographical areas is specific and can be achieved via natural selection of genotypes with an optimal threshold of photoperiodic sensitivity for certain zone. The features of photoperiodic sensitivity thresholds of ragweed plants occurring in the southern and northern boundaries of the secondary range in connection with the peculiarities of photoperiod dynamics and temperature conditions of their habitats are considered. The prediction of the possibility of ragweed range extension to the north that associated with both the potential variability of genotypes and trends of climate warming is made.