
ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.95 (470.333)

К БИОЛОГИИ *ERIGERON ANNUUS* (L.) PERS. В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

© Н. Н. Панасенко
N. N. Panasenko

To biology of *Erigeron annuus* (L.) Pers. in the Bryansk region

ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского», кафедра биологии
241036, Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, д. 14. Тел.: +7 (4832) 66-68-34, e-mail: panasenkobot@yandex.ru

Аннотация. Установлены особенности распространения *Erigeron annuus* s. str. и *E. annuus* subsp. *septentrionalis* на территории Брянской области. Приведены сведения о численности и составе ценопопуляций *E. annuus* в различных местообитаниях. На пойменных лугах *E. annuus* subsp. *septentrionalis* создает устойчивые ценопопуляции в низкотравных сообществах на песчаной слаборазвитой почве. *E. annuus* s. str. на пойменных лугах встречается в высокотравных сообществах единично и устойчивых ценопопуляций не образует. Механизм внедрения *Erigeron annuus* в природные сообщества связан с нарушениями почвенного покрова. Успешной инвазии способствуют следующие биологические особенности вида: поливариантность онтогенеза, высокая семенная продуктивность, возобновление за счёт банка семян, распространение за счёт многочисленных семян.

Ключевые слова: *Erigeron annuus* (L.) Pers, инвазия, онтогенез, жизненная форма, фенология, Брянская область.

Abstract. The peculiarities of the distribution of *Erigeron annuus* s. str. and *E. annuus* subsp. *septentrionalis* on the territory of the Bryansk region have been established. Data on the number and composition of *E. annuus* coenopopulations in various habitats are given. On floodplain meadows *E. annuus* subsp. *septentrionalis* creates stable coenopopulations in low-grass communities on sandy underdeveloped soil. *E. annuus* s. str. on floodplain meadows occurs in high-grass communities, there are no single and stable coenopopulations. The mechanism of *E. annuus* introducing into natural communities is associated with disturbances in the soil cover. Successful invasion is facilitated by the following biological features of the species: polyvariance of ontogeny, high seed productivity, seed bank renewal, spread due to numerous seeds.

Keywords: *Erigeron annuus* (L.) Pers, invasion, ontogeny, life form, phenology, Bryansk region.

DOI: 10.22281/2307-4353-2018-1-44-51

Введение

Изучение биологии инвазионных видов растений лежит в основе понимания механизмов их внедрения в естественные сообщества (Баймурзина и др., 2017; Дайнеко и др., 2017; Панасенко, 2017; Панасенко, Спаи, 2017; Панасенко, Холенко, 2017; и др.)

Erigeron annuus (L.) Pers. – североамериканский пионерный вид, представленный в регионе двумя подвидами: *E. annuus* s. str. и *E. annuus* subsp. *septentrionalis* (Fernald & Wiegand) Wagenitz.

Цель работы – уточнить особенности распространения подвидов мелкопестника на территории Брянской области и рассмотреть особенности фенологии, возобновления и онтогенетической структуры ценопопуляций подвидов.

Материалы и методы

Оценка распространения *E. annuus* s. str. и *E. annuus* subsp. *septentrionalis* выполнена методом картографирования на сеточной основе. Территория Брянской области разбита на 390 ячеек в соответствии с градусной сеткой; базовая ячейка – 5 градусов по широте и 10 по долготу, площадь ячейки – около 104 км². При составлении картосхемы использованы гербарные материалы (BRSU), данные собственных флористических исследований, анализ

опубликованных работ по флоре и растительности региона (Булохов, 2001; Булохов, Ивенкова, 2013; Семенищенков, 2009, 2016; и др.).

Для уточнения ритма развития *E. annuus* проводились выращивание растений из семян и наблюдение за ними. В лабораторных условиях в марте 2017 г. были высажены семена, собранные в августе 2016 г. На контрольных площадках в начале августа 2017 г. были высажены семена, собранные в конце июля 2017 г., за которыми было установлено наблюдение.

Изучение особенностей фенологии и структуры ценопопуляций *E. annuus* выполнено в разных районах Брянской области в 2016–2017 гг. Геоботанические описания произведены на 12 пробных площадках 25 или 100 м², которые закладывались в однородных экологических условиях. Для оценки обилия-покрытия видов использована семибальная шкала Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964).

Особенности ценопопуляционной структуры *E. annuus* изучались на 12 пробных площадках в 1 м², где подсчитывались все особи, онтогенетические (возрастные) состояния которых определялись по биоморфологическим признакам, частично установленным ранее авторами (Булохов, Панасенко, 2017). Для площадок № 8–12 численность особей мелкопестника подсчитывалась на тех участках в сообществе, где его присутствие было максимальным. Биометрические измерения генеративных растений (высота побега, число корзинок, число трубчатых цветков в корзинке (по одной с каждого растения) выполнены на 10 произвольно выбранных растениях, собранных на пробных площадках № 1, 3, 6, 8, 10.

Характеристика пробных площадей

1. Брянский р-н, окр. п. Добрунь, у автозаправки, вскрытый при строительстве грунт, 21.06.2017. Площадь описания – 25 м², общее проективное покрытие (ОПП) – 40–50%, высота травостоя – 100–130 см. Флористический состав: *E. annuus* s. str. (3), *Artemisia vulgaris* (1), *Chenopodium album* (1), *Erigeron canadensis* (1), *Echinochloa crusgalli* (+), *Lactuca serriola* (+), *Setaria pumila* (+), *Tripleurospermum inodorum* (+), *Arctium tomentosum* (r), *Echinocystis lobata* (r), *Lotus corniculatus* (r), *Melandrium album* (r), *Plantago major* (r), *Sonchus arvensis* (r).

2. Карачевский р-н, окр. д. Сентилова, однолетняя залежь, 18.07.2017. Площадь описания – 100 м², ОПП – 70%, высота травостоя – 80–100 см. Флористический состав: *E. annuus* s. str. (4), *Agrostis capillaris* (1), *Agrostis gigantea* (1), *Calamagrostis epigeios* (1), *Anthoxanthum odoratum* (+), *Artemisia absinthium* (+), *Campanula patula* (+), *Centaurea cyanus* (+), *Cirsium setosum* (+), *Convolvulus arvensis* (+), *Daucus carota* (+), *Equisetum arvense* (+), *Epilobium collinum* (+), *Herniaria glabra* (+), *Jasione montana* (+), *Leucanthemum vulgare* (+), *Poa compressa* (+), *Potentilla intermedia* (+), *Solidago canadensis* (+), *Tanacetum vulgare* (+), *Vicia villosa* (+), *Viola arvensis* (+), *Centaureum erythraea* (+), *Pilosella praealta* (+), *Artemisia vulgaris* (r), *Lactuca serriola* (r), *Phleum pratense* (r), *Rumex confertus* (r), *Carduus acanthoides* (r), *Trifolium hybridum* (r).

3. Навлинский р-н, в 2 км юго-восточнее д. Журавки, однолетняя залежь, 31.07.2017. Площадь описания – 100 м², ОПП – 70–80%, высота травостоя – 100–120 см. Флористический состав: *E. annuus* s. str. (4), *E. septentrionalis* (+), *Agrostis gigantea* (2), *Lupinus polyphyllus* (1), *Apera spica-venti* (+), *Campanula patula* (+), *Centaurea cyanus* (+), *Convolvulus arvensis* (+), *Delphinium consolida* (+), *Elytrigia repens* (+), *Galeopsis ladanum* (+), *Galium mollugo* (+), *Hypericum perforatum* (+), *Oenothera biennis* (+), *Potentilla argentea* (+), *Trifolium pratense* (+), *Vicia cracca* (+), *Artemisia vulgaris* (r), *Betula pendula* высотой до 0,2 м (r), *Chenopodium album* (r), *Cichorium intybus* (r), *Herniaria glabra* (r).

4. Жуковский р-н, окрестности д. Фошня, 3–4-летняя залежь, 10.08.2017. Площадь описания – 100 м², ОПП – 70 %, высота травостоя – 70–80 см. Флористический состав: *Betula pendula*, высотой до 1,5 м (r), *E. septentrionalis* (3), *Festuca rubra* (2), *Elytrigia repens* (1), *Solidago virgaurea* (1), *Achillea millefolium* (+), *Agrostis gigantea* (+), *Artemisia absinthium* (+), *Calamagrostis epigeios* (+), *Campanula patula* (+), *Centaurea jacea* (+), *Galium mollugo* (+), *Hypericum perforatum* (+), *Myosotis arvensis* (+), *Oenothera biennis* (+), *Pilosella officinarum* (+), *Potentilla argentea* (+), *Stellaria graminea* (+), *Tanacetum vulgare* (+), *Trifolium arvense* (+), *Trifolium cam-*

pestre (+), *Trifolium hybridum* (+), *Trifolium medium* (+), *Phleum pratense* (+), *Poa pratensis* (+), *Poa trivialis* (+), *Artemisia vulgaris* (r), *Lysimachia vulgaris* (r), *Brachytecium albicans* (+).

5. Карачевский, окр. д. Нечаева, 2–3-летняя залежь, 18.07.17. Площадь описания – 100 м², ОПП – 70 %, высота травостоя – 40–50 см. Флористический состав: *Dactylis glomerata* (3), *E. septentrionalis* (3), *Agrostis gigantea* (1), *Achillea millefolium* (+), *Agrimonia eupatoria* (+), *Artemisia absinthium* (+), *Artemisia campestris* (+), *Calamagrostis epigeios* (+), *Campanula patula* (+), *Carlina biebersteinii* (+), *Cichorium intybus* (+), *Cirsium setosum* (+), *Centaureum erythraea* (+), *Daucus carota* (+), *Epilobium collinum* (+), *Erigeron canadensis* (+), *Festuca arundinacea* (+), *Festuca rubra* (+), *Galeopsis bifida* (+), *Galium mollugo* (+), *Hypericum perforatum* (+), *Lactuca serriola* (+), *Leucanthemum vulgare* (+), *Linaria vulgaris* (+), *Pilosella praealta* (+), *Plantago lanceolata* (+), *Potentilla argentea* (+), *Prunella vulgaris* (+), *Rumex thyrsoiflorus* (+), *Senecio jacobaea* (+), *Stellaria graminea* (+), *Thymus ovatus* (+), *Trifolium pratense* (+), *Stachys palustris* (+), *Veronica serpyllifolia* (+), *Cirsium vulgare* (r).

6. Брянский р-н, окр. д. Пастушье, 10-летняя залежь, 16.06.2017. Площадь описания – 100 м², ОПП – 70–80%, высота травостоя – 50–60 см. Флористический состав: *Betula pendula* высотой до 5 м (r), *Quercus robur* высотой до 1 м (r), *E. septentrionalis* (3), *Poa angustifolia* (2), *Bromopsis inermis* (1), *Festuca rubra* (1), *Solidago canadensis* (1), *Agrimonia eupatoria* (+), *Artemisia absinthium* (+), *Calamagrostis epigeios* (+), *Campanula patula* (+), *Centaurea jacea* (+), *Convolvulus arvensis* (+), *Echium vulgare* (+), *Elytrigia repens* (+), *Equisetum arvense* (+), *Hypericum perforatum* (+), *Melandrium album* (+), *Oenothera biennis* (+), *Rumex acetosella* (+), *Solidago virgaurea* (+), *Stellaria graminea* (+), *Vicia tetrasperma* (+), *Viscaria vulgaris* (+), *Inula salicina* (+), *Sedum telephium* (+), *Senecio jacobaea* (r), *Stachys officinalis* (r), *Verbascum thapsus* (r), *Brachytecium albicans* +.

7. Карачевский, окр. д. Нечаева, 20-летняя залежь, 18.07.17. Площадь описания – 100 м², ОПП – 60–70 %, высота травостоя – 40–50 см. Флористический состав: *Betula pendula* высотой 6–7 м (1), *Pyrus pyraeaster* высотой до 1 м (+), *Agrostis capillaris* (2), *Poa angustifolia* (2), *E. septentrionalis* (1), *Festuca arundinacea* (1), *Achillea millefolium* (+), *Campanula patula* (+), *Campanula rotundifolia* (+), *Carlina biebersteinii* (+), *Centaureum erythraea* (+), *Daucus carota* (+), *Epilobium collinum* (+), *Festuca rubra* (+), *Galium mollugo* (+), *Hieracium umbellatum* (+), *Hypericum perforatum* (+), *Jasione montana* (+), *Leontodon hispidus* (+), *Leucanthemum vulgare* (+), *Oberna behen* (+), *Pilosella officinarum* (+), *Plantago lanceolata* (+), *Potentilla argentea* (+), *Prunella vulgaris* (+), *Rumex thyrsoiflorus* (+), *Stellaria graminea* (+), *Trifolium campestre* (+), *Trifolium pratense* (+), *Vicia tetrasperma* (+), *Viola canina* (+), *Veronica chamaedrys* (+), *Luzula pallescens* (+), *Veronica serpyllifolia* (+), *Cichorium intybus* (r), *Plantago media* subsp. *urvilleana* (r), *Brachytecium albicans* (+).

8. Брянский р-н, окрестности п. Хотылево, центральная пойма р. Десна, вершина гривы; антропогенная нагрузка: рекреация, 20.06.17. Площадь описания – 25 м², ОПП – 40–50 %, высота травостоя – 30–40 см. Флористический состав: *Agrostis capillaris* (2), *E. septentrionalis* (2), *Achillea millefolium* (+), *Anthoxanthum odoratum* (+), *Briza media* (+), *Centaurea jacea* (+), *Dianthus deltoides* (+), *Erigeron acris* (+), *Leucanthemum vulgare* (+), *Phleum pratense* (+), *Potentilla argentea* (+), *Pilosella officinarum* (+), *Rumex acetosella* (+), *Stellaria graminea* (+), *Veronica chamaedrys* (+), *Filipendula vulgaris* (r), *Plantago lanceolata* (r), *Prunella vulgaris* (r), *Solidago virgaurea* (r), *Tanacetum vulgare* (r), *Viscaria vulgaris* (r).

9. Суземский, окрестности д. Ямное, центральная пойма р. Нерусса; антропогенная нагрузка: выпас, 20.07.17. Площадь описания – 100 м², ОПП – 70–80%, высота травостоя – 30–40 см. Флористический состав: *Agrostis capillaris* (2), *Festuca rubra* (2), *Poa angustifolia* (2), *Poa pratensis* (1), *E. septentrionalis* (+), *Allium oleraceum* (+), *Anthoxanthum odoratum* (+), *Achillea millefolium* (+), *Briza media* (+), *Carduus acanthoides* (+), *Carex pallescens* (+), *Carex contigua* (+), *Centaurea jacea* (+), *Dianthus deltoides* (+), *Festuca pratensis* (+), *Filipendula vulgaris* (+), *Galium mollugo* (+), *Leucanthemum vulgare* (+), *Hypericum perforatum* (+), *Phleum pratense* (+), *Plantago lanceolata* (+), *Potentilla argentea* (+), *Stellaria graminea* (+), *Thymus*

ovatus (+), *Vicia cracca* (+), *Viola canina* (+), *Veronica chamaedrys* (+), *Alchemilla* sp. (r), *Juncus tenuis* (r), *Deschampsia cespitosa* (r), *Hieracium umbellatum* (r), *Rumex confertus* (r).

10. Г. Брянск, центральная пойма р. Десна, вершина гривы; антропогенная нагрузка: слабая рекреация, 04.07.2017. Площадь описания – 25 м², ОПП – 70–80%, высота травостоя – 30–40 см. Флористический состав: *Fragaria viridis* (3), *Carex praecox* (2), *Poa angustifolia* (1), *Agrostis capillaris* (1), *E. septentrionalis* (1), *Achillea millefolium* (+), *Anthoxanthum odoratum* (+), *Centaurea jacea* (+), *Dianthus deltoideus* (+), *Filipendula vulgaris* (+), *Galium mollugo* (+), *Leucanthemum vulgare* (+), *Plantago lanceolata* (+), *Trifolium pratense* (+), *Tanacetum vulgare* (+), *Prunella vulgaris* (+), *Alchemilla baltica* (r), *Allium oleraceum* (r), *Calamagrostis epigeios* (r), *Dactylis glomerata* (r), *Erigeron canadensis* (r), *Oenothera biennis* (r), *Rumex confertus* (r), *Stachys officinalis* (r), *Solidago virgaurea* (r).

11. Злынковский, окр. д. Катичи, центральная пойма р. Ипуть; антропогенная нагрузка: выпас, 22.06.2017. Площадь описания – 100 м², ОПП – 70 %, высота травостоя – 30–40 см. Флористический состав: *Festuca rubra* (3), *Agrostis capillaris* (2), *Poa pratensis* (1), *Anthoxanthum odoratum* (1), *Deschampsia cespitosa* (1), *Leucanthemum vulgare* (1), *Sieglingia decumbens* (1), *E. septentrionalis* (+), *Achillea millefolium* (+), *Artemisia campestris* (+), *Campanula patula* (+), *Carex pallescens* (+), *Equisetum arvense* (+), *Galium mollugo* (+), *Hieracium umbellatum* (+), *Hypericum perforatum* (+), *Luzula pallescens* (+), *Nardus stricta* (+), *Plantago lanceolata* (+), *Potentilla argentea* (+), *Prunella vulgaris* (+), *Ranunculus acris* (+), *Rumex crispus* (+), *Stellaria graminea* (+), *Thymus ovatus* (+), *Viola canina* (+), *Lysimachia vulgaris* (r).

12. Суземский, окр. н. п. Красный двор (нежилой), центральная пойма р. Нерусса; антропогенная нагрузка: машинное сенокошение, 18.07.17. Площадь описания – 100 м², ОПП – 90%, высота травостоя – 80–100 см. Флористический состав: *Bromopsis inermis* (4), *Seseli libanotis* (1), *Angelica sylvestris* (+), *Anthriscus sylvestris* (+), *E. annuus* s. str. (+), *Poa angustifolia* (+), *Alopecurus pratense* (+), *Achillea millefolium* (+), *Cirsium setosum* (+), *Equisetum arvense* (+), *Galium mollugo* (+), *Leucanthemum vulgare* (+), *Melandrium album* (+), *Phleum pratense* (+), *Rumex confertus* (+), *Rumex thyrsoiflorus* (+), *Tanacetum vulgare* (+), *Stellaria graminea* (+), *Urtica dioica* (+), *Vicia cracca* (+), *Veronica longifolia* (+), *Artemisia vulgaris* (r), *Artemisia absinthium* (r), *Carduus crispus* (r), *Oenothera biennis* (r).

Названия растений приведены с использованием базы данных «Euro+Med PlantBase» и сводки по флоре Средней России (Маевский, 2014).

Результаты и обсуждение

Распространение *Erigeron annuus* s. str. и *E. annuus* subsp. *septentrionalis*

В регионах Средней России *E. annuus* s. str. встречается реже *E. annuus* subsp. *septentrionalis* (Адвентивная..., 2012; Серёгин, 2012), но при целенаправленном изучении распространения подвидов в 2016–2017 гг. в Брянской области во всех ячейках (рис.), где были выполнены флористические маршруты, встречались 2 подвида, которые часто приурочены к разным местообитаниям. *E. annuus* s. str. доминирует на 1–2- (реже 3–4-) летних залежах (Булохов, Панасенко, 2017) и по нарушенным местообитаниям со вскрытым субстратом; небольшие группировки и одиночные особи встречаются вдоль дорог, по берегам рек, тенистым местам, на опушках и в высокотравных сообществах (беззостноострецовые, бодяково-крапивные), изредка встречаются на суходольных и пойменных лугах. *E. annuus* subsp. *septentrionalis* доминирует в сообществах на залежах возрастом от 3–4 до 20 лет, регулярно отмечается по разнообразным антропогенным местообитаниям, в низкотравных сообществах пойменных и суходольных лугов (Булохов, Панасенко, 2017), встречается на прирусловых отмелях и береговых обрывах (Панасенко, Горнов, 2013; Панасенко и др., 2015, 2016). На 3–4-летних залежах, как на песчаных, так и на суглинистых почвах можно встретить оба подвида одновременно, обычно с преобладанием *E. subsp. septentrionalis*.

Из 390 ячеек *E. annuus* s. str. отмечен в 106 ячейках; *E. annuus* subsp. *septentrionalis* зарегистрирован в 244 ячейках.

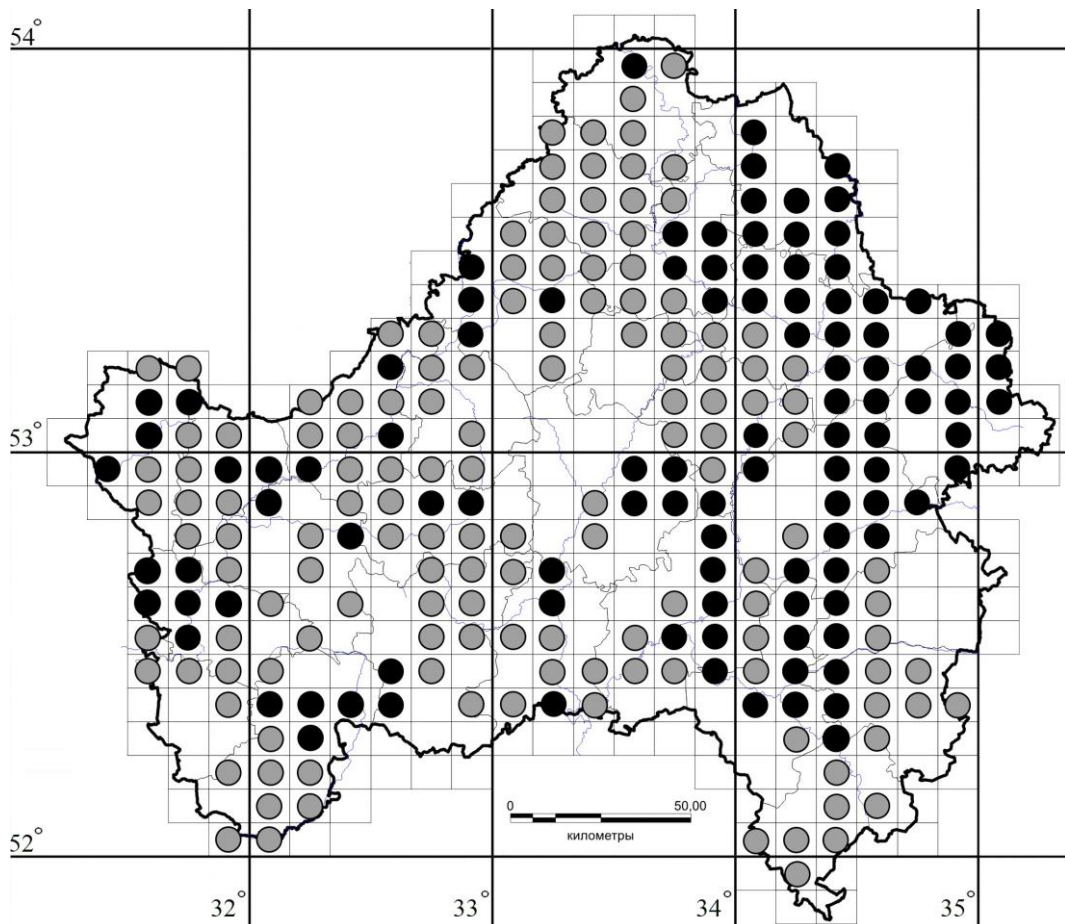


Рис. Картограмма распространения *Erigeron annuus* на территории Брянской области.

Условные обозначения: чёрными точками отмечены ячейки, в которых одновременно встречены *E. annuus* s. str. и *E. annuus* subsp. *septentrionalis* (в основном маршруты 2016–2017 гг.); серыми точками отмечены ячейки, в которых достоверно отмечен только *E. annuus* subsp. *septentrionalis*; в пустых ячейках флористические наблюдения не проводились.

Особенности биологии *E. annuus* s. str. и *E. annuus* subsp. *septentrionalis* в изучаемых ценопопуляциях

Типичные экземпляры *Erigeron annuus* s. str. и *E. annuus* subsp. *septentrionalis* хорошо отличаются друг от друга по морфологическим признакам. У *E. annuus* s. str., по сравнению с subsp. *septentrionalis*, стеблевые листья крупнозубчатые, с отчётливым черешком, в корзинках ложноязычковые цветки часто бледно-сиреневые (Маевский, 2014). По нашим наблюдениям, *E. annuus* s. str. – более высокорослое растение (встречаются экземпляры до 154 см; средняя высота в изученных ценопопуляциях около 100 см). В то же время самые высокие экземпляры *E. subsp. septentrionalis* не превышали 80 см при средней высоте 48 см. Корзинки *E. annuus* s. str. визуально крупнее, иногда с бледно-лиловыми краевыми цветками, в корзинках отмечены в среднем $259 \pm 12,61$ трубчатых цветков, а в корзинках *E. subsp. septentrionalis* – $202 \pm 4,82$.

Фенология *E. annuus* s. str. и *E. annuus* subsp. *septentrionalis* фактически не отличается. Семена могут прорасти без периода покоя; проростки на контрольных площадках появились через 7–10 дней после посева, в первой декаде августа. В природе единичные проростки появляются в первой декаде мая. Осенью формируются розеточные зимнезеленые (имматурные) растения. Растения, выращенные из семян весной в лабораторных условиях к осени так же

закончили развитие в имматурном состоянии. После перезимовки розеточные растения в третьей декаде мая формируют генеративный побег(и), таким образом, виргинильное состояние у мелкопестника занимает непродолжительное время и составляет, в зависимости от условий, 7–15 дней. Начало цветения приходится на конец мая – начало июня; массовое цветение начинается во вторую декаду июня и продолжается до середины августа, именно в это время мелкопестник создает белый аспект в разнообразных сообществах. Цветение продолжается до конца сентября, а отдельные растения могут цвести до начала ноября.

Растения *E. annuus* s. str., как правило, отмирают поздней осенью, являясь дициклическим озимым монокарпиком (Булохов, Панасенко, 2017). *E. annuus* subsp. *septentrionalis* может развиваться сходным образом (Булохов, Панасенко, 2017), но отдельные растения способны формировать генеративные побеги и на следующий год; в изученных ценопопуляциях были отмечены особи с явным остатком генеративного побега на корневище, а также встречены субсенильные розеточные растения с разрушающимся корневищем. Таким образом, *E. annuus* subsp. *septentrionalis* характеризуется более длительным онтогенезом и может быть малолетним поликарпиком. В то же время у некоторых растений *E. annuus* s. str. в условиях продолжительной оттепели в январе 2018 г. (!) наблюдались проснувшиеся пазушные почки в основании побега.

В табл. приведены данные об онтогенетическом составе ценопопуляций *E. annuus* на 12 пробных площадках.

Таблица

Численность особей *Erigeron annuus* на 1 м²

№ площадки, п. п.	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>g</i> , особи	<i>g</i> , побеги	<i>ss</i>
1.	–	23	24	24	–
2.	–	32	61	61	–
3.	–	42	35	36	–
4.	10	15	12	26	–
5.	11	53	62	75	–
6.	18	51	20	38	2
7.	11	14	12	14	–
8.	96	27	10	20	–
9.	10	5	13	19	–
10.	10	11	18	23	–
11.	14	8	11	14	–
12.	–	–	7	15	–

Условные обозначения: *j* – ювенильные растения, *im* – имматурные, *g* – генеративные, *ss* – субсенильные.

Анализ онтогенетических спектров (табл.) и характер распределения особей *E. annuus* в различных местообитаниях позволяют сделать следующие выводы и наблюдения.

- Спектры неполночленные; отсутствие проростков и виргинильных растений в онтогенетическом спектре подтверждает озимый характер развития мелкопестника.

- *E. annuus* s. str. чаще представлен одноосевыми генеративными растениями; у *E. annuus* subsp. *septentrionalis* встречаются особи, которые несут от 2 до 6 (редко 6–10) генеративных побегов.

- На залежах и пойменных гривах мелкопестник формирует устойчивые ценопопуляции, существующие в течение длительного времени.

- Высокая численность особей на однолетних залежах свидетельствует о наличии банка семян в почве, который поддерживается за счёт многочисленных рассеиваемых семян. На одном растении *E. annuus* s. str. формируется от 10 до 96 корзинок (в среднем – 29±5,11), на одном растении *E. annuus* subsp. *septentrionalis* формируется от 5 до 69 корзинок (в среднем – 24±2,32). Если принять, что все трубчатые цветки корзинки могут формировать семянки (*E. annuus* – апомиктический вид), то средняя семенная продуктивность одного растения может составить около 4000 семян у *E. annuus* subsp. *septentrionalis* и 7500 семян у *E. annuus* s. str.

- На старовозрастных залежах и лугах распределение мелколпестника мозаичное, неравномерное. Растения отсутствуют или малочисленны под высокими деревьями, на участках с хорошо развитой дерниной; мелколпестник приурочен к антропогенным и (или) естественным (муравейники, рытвины кротов, порои кабанов и др.) повреждениям почвенного покрова. На пойменных лугах *E. annuus* subsp. *septentrionalis* (реже *E. annuus* s. str.) может чётко маркировать обочины грунтовых дорог и тропинок, регулярно нарушаемых человеком. Таким образом, успешность внедрения мелколпестника в естественные сообщества связана с нарушениями растительного покрова.
- На пойменных лугах *E. annuus* subsp. *septentrionalis* создает устойчивые ценопопуляции в низкотравных сообществах на песчаной слабообразованной почве при низком проективном покрытии других видов или при сильном нарушении почвенного покрова. *E. annuus* s. str. на пойменных лугах встречается в высокотравных сообществах единично и устойчивых ценопопуляций не образует.
- Механизм смены доминирования на залежах *E. annuus* s. str. на *E. annuus* subsp. *septentrionalis* нуждается в дополнительном изучении.

Заключение

Механизм внедрения *E. annuus* в природные сообщества связан с нарушениями почвенного покрова. Успешной инвазии способствуют следующие биологические особенности вида: поливариантность онтогенеза, высокая семенная продуктивность, возобновление за счёт банка семян, распространение за счёт многочисленных семян.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-54-00036 Бел а.

Список литературы

- Адвентивная флора Москвы и Московской области. 2012. Майоров С. Р., Бочкин В. Д., Насимович Ю. А., Щербakov А. В. М.: Тов. науч. Изд. КМК. 412 с. [Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoy oblasti. 2012. / Mayorov S. R., Bochkin V. D., Nasimovich Yu. A., Shcherbakov A. V. M.: Tov. Nauch. Izd. KMK. 412 p.]
- Баймурзина З. М., Абрамова Л. М., Янтурин С. И. 2017. К биологии инвазивного вида *Hordeum jubatum* L. в Зауралье Республики Башкортостан // Изв. Саратовского ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. Т. 17. Вып. 2. С. 189–192. [Baymurzina Z. M., Abramova L. M., Yanturin S. I. 2017. K biologii invazivnogo vida *Hordeum jubatum* L. v Zauralye Respubliki Bashkortostan // Izv. Saratovskogo un-ta. Nov. ser. Ser. Khimiya. Biologiya. Ekologiya. T. 17. Vyp. 2. P. 189–192.]
- Булохов А. Д. 2001. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск: Изд-во БГУ. 296 с. [Bulokhov A. D. 2001. Travyanaya rastitel'nost' Yugo-Zapadnogo Nechernozem'ya Rossii. Bryansk: Izd-vo BGU. 296 p.]
- Булохов А. Д., Ивенкова И. М. 2013. Фитоценологическая активность видов родов *Erigeron* L. (*Asteraceae*) и *Oenothera* L. (*Onagraceae*) в Брянской области // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. № 2 (2). С. 47–54. [Bulokhov A. D., Ivenkova I. M. 2013. Fitotsenoticheskaya aktivnost' vidov rodov *Erigeron* L. (*Asteraceae*) i *Oenothera* L. (*Onagraceae*) v Bryanskoj oblasti // Byulleten' Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva. № 2 (2). P. 47–54.]
- Булохов А. Д., Панасенко Н. Н. 2017. Распространение, фитоценологические связи и особенности онтогенеза *Erigeron annuus* (L.) Pers. в Брянской области // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. № 1 (9). С. 23–30. [Bulokhov A. D., Panasenko N. N. 2017. Rasprostraneniye, fitotsenoticheskiye svyazi i osobennosti ontogeneza *Erigeron annuus* (L.) Pers. v Bryanskoj oblasti // Byulleten' Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva. № 1 (9). P. 23–30.]
- Дайнеко Н. М., Тимофеев С. Ф., Булохов А. Д., Панасенко Н. Н. 2017. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Solidago gigantea* L. в районах Гомельской области Беларуси, приграничных с территорией Брянской области России // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. № 3 (11). С. 44–48. [Dayneko N. M., Timofeyev S. F., Bulokhov A. D., Panasenko N. N. 2017. Ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsiy *Solidago gigantea* L. v rayonakh Gomelskoy oblasti Belarusi, prigranichnykh s territoriyey Bryanskoy oblasti Rossii // Byulleten' Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva. № 3 (11). P. 44–48.]
- Маевский П. Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е испр. и доп. изд-е. М.: Тов. науч. изд. КМК. 635 с. [Maevskii P. F. 2014. Flora srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii. 11-e ispr. i dop. izd-e. M.: Tov. nauch. izd. KMK. 635 p.]
- Панасенко Н. Н. 2017. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskii* Manden) // Российский Журнал Биологических Инвазий. Т. 10. № 2. С. 95–106. [Panasenko N. N. 2017. Nekotoryye

voprosy biologii i ekologii borshchevika Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskii* Manden) // Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. T. 10. № 2. P. 95–106.]

Панасенко Н. Н., Ващекин А. И., Коростелева Т. П. 2015. Чужеземные растения в долине р. Навля // Ежегодник НИИ фундаментальных и прикладных исследований. Т. 2. № 1. С. 44–46. [Panasenko N. N., Vashchekin A. I., Korosteleva T. P. 2015. Chuzhezemnyye rasteniya v doline r. Navlya // Ezhegodnik NII fundamentalnykh i prikladnykh issledovaniy. T. 2. № 1. P. 44–46.]

Панасенко Н. Н., Горнов А. В. 2013. Парциальная флора речных обрывов р. Нерусса (Брянская область) // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер.: Биология и экология. № 32. С. 93–101. [Panasenko N. N., Gornov A. V. 2013. Partsialnaya flora rechnykh obryvov r. Nerussa (Bryanskaya oblast) // Vestnik Tverskogo gos. un-ta. Ser.: Biologiya i ekologiya. № 32. P. 93–101.]

Панасенко Н. Н., Горнов А. В., Романенкова А. А. 2016. Парциальная флора прирусловых отмелей р. Нерусса (Брянская область) // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. № 2 (8). С. 26–31. [Panasenko N. N., Gornov A. V., Romanenkova A. A. 2016. Partsialnaya flora priuslovykh otmeley r. Nerussa (Bryanskaya oblast) // Byulleten Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva. № 2 (8). P. 26–31.]

Панасенко Н. Н., Спаи Т. П. 2017. Биология инвазионных растений: *Xanthium albinum* // Изучение адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы. Мат. V междунар. науч. конф. Под ред. О. Г. Барановой и А. Н. Пузырева. Ижевск. С. 95–98. [Panasenko N. N., Spai T. P. 2017. Biologiya invazionnykh rasteniy: *Xanthium albinum* // Izucheniye adventivnoy i sinantropnoy flor Rossii i stran blizhnego zarubezhia: itogi, problemy, perspektivy. Mat. V mezhdunar. nauch. konf. Pod red. O. G. Baranovoy i A. N. Puzryeva. Izhevsk. P. 95–98.]

Панасенко Н. Н., Холенко М. С. 2017. Фенология *Heracleum sosnowskii* на территории Брянской области // Уч. зап. Брянского гос. ун-та. № 1 (5). С. 62–67. [Panasenko N. N., Kholenko M. S. 2017. Fenologiya *Heracleum sosnowskii* na territorii Bryanskoj oblasti // Uch. zap. Bryanskogo gos. un-ta. № 1 (5). P. 62–67.]

Семенщичков Ю. А. 2009. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск: РИО БГУ. 400 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2009. Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnyanskogo mezhdurech'ya. Bryansk: RIO BGU. 400 p.]

Семенщичков Ю. А. 2016. Эколого-флористическая классификация как основа ботанико-географического районирования и охраны лесной растительности бассейна Верхнего Днепра в пределах Российской Федерации. Дис. ... док. биол. наук. Уфа. 661 с. [Semenishchenkov Yu. A. 2016. Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya kak osnova botaniko-geograficheskogo rayonirovaniya i okhrany lesnoj rastitelnosti basseyna Verkhnego Dnepra v predelakh Rossiyskoj Federatsii. Dis. ... dok. biol. nauk. Ufa. 661 p.]

Серёгин А. П. 2012. Флора Владимирской области: конспект и атлас. Тула: Гриф и К. 630 с. [Seregina A. P. 2012. Flora Vladimirskoy oblasti: konspekt i atlas. Tula: Grif i K. 630 p.]

Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New-York, 1964. 865 S.

The Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity [Electronic resource]. URL: <http://www.emplantbase.org/home.html>. Date of address: 08.01.2018.

Сведения об авторах

Панасенко Николай Николаевич
к. б. н., доцент кафедры биологии
ФГБОУ ВО «Брянский государственный университет
им. акад. И. Г. Петровского», Брянск
E-mail: panasenkobot@yandex.ru

Panasenko Nikolay Nikolaevich
Ph. D. in Biology, Ass. Professor of the Dpt. of Biology
Bryansk State University
named after Acad. I. G. Petrovsky, Bryansk
E-mail: panasenkobot@yandex.ru