

ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ DACTYLIS GLOMERATA L. В УСЛОВИЯХ ВЯТСКО-КАМСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

Красноперова С.А.¹

¹ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет», Ижевск, Россия, e-mail: krasnoperova_sve@mail.ru

Приводятся результаты популяционно-онтогенетических исследований ценопопуляций ежи сборной в условиях Вятско-Камского Предуралья. Выявлены основные закономерности распределения типов возрастных спектров и жизнестойкости ценопопуляций ежи сборной на разных типах местообитаний. Большинство ценопопуляций относятся к зрелым и находятся в состоянии равновесия, что говорит об устойчивости данного вида в регионе. Характерной особенностью большинства ценопопуляций *Dactylis glomerata* является преобладание доли генеративных растений и выпадение отдельных фракций прегенеративного состояния (проростки, ювенильные, имматурные растения), реже - постгенеративного (субсенильные и сенильные растения) периодов. Результаты исследований суммарного содержания белка в листьях различных возрастных групп ежи сборной показали, что наибольшее его количество отмечено у прегенеративных стадий (im-v); наименьшее – у постгенеративных (ss-s) и среднее – у генеративных особей (g1-g3).

Ключевые слова: *Dactylis glomerata* L., онтогенез, ценопопуляция, возрастной структура, виталитет, белки

THE POPULATION AND ONTOGENESIS INVESTIGATIONS OF DACTYLIS GLOMERATA L. CENOPOPULATIONS IN THE CONDITION OF THE VYATSCO- KAMSKY REGION

Krasnoperova S.A.¹

¹ Udmurt state University, Izhevsk, Russia, e-mail: krasnoperova_sve@mail.ru

There are results of population-ontogenetic studies of *Dactylis glomerata* coenopopulations in the condition of the Vyatsco-Kamsky region. The basic regularities of the types of the age spectra distribution and vitality of that species on the different habitat types were identified. The most of cenopopulations are mature and stable, one can say about its steadiness in that region. The characteristic feature of the more cenopopulations of *Dactylis glomerata* is the predominance the fraction of generative plants and the dropping-out of individual fractions of the pregenerative status (seedling, juvenile, immature plants), less postgenerative (subsenile and senile plants) periods. The research results of the summary protein content in leaves of the different age groups are showed that it the highest amount was observed in pregenerative stages (im-v); the lowest – in postgenerative (ss-s) and average amount – in generative individuals (g1-g3).

Keywords: *Dactylis glomerata* L., ontogenesis, coenopopulation, age structure, vitality, protein

В настоящее время популяционно-онтогенетическое направление интенсивно развивается и является одним из актуальных и фундаментальных подходов в междисциплинарных исследованиях эволюционной биологии, генетики и разных разделов экологии. Данное направление базируется на представлениях о ценопопуляциях (ЦП) растений как сложной биосистеме, состоящей из особей разных онтогенетических состояний в конкретных эколого-ценотических условиях [10]. Развитие популяционно-онтогенетического подхода позволяет выявлять основные закономерности структуры и организации популяций отдельных видов в сообществах, понять механизмы адаптации и популяционную динамику видов, а также осуществлять на практике сохранение биоресурсов и восстановление биоразнообразия растений в условиях усиливающегося антропогенного прессинга.

Целью нашей работы явилось изучение особенностей онтогенетической структуры *Dactylis glomerata* на разных типах местообитаний в условиях Вятско-Камского Предуралья.

Использование ежи сборной в качестве модельного объекта обусловлено прежде всего ее широким распространением, наличием внутривидовой изменчивости [5], высоким адаптационным потенциалом к меняющимся условиям среды, что важно при мониторинговых, популяционно-экологических и эволюционных исследованиях.

Материал и методы исследования

Материалом для данной работы послужили геоботанические, популяционно-онтогенетические и биохимические исследования, проведенные в 2007–2010 гг. в условиях Вятско-Камского Предуралья. Всего изучено 15 ЦП ежи сборной в шести типах местообитаний: 1) сосновые леса (ЦП 1–3); 2) лиственные и смешанные леса (ЦП 4–5); 3) пойменные луга (ЦП 6–7); 4) приречьевые участки, расположенные около леса (ЦП 8–10); 5) суходольные луга (ЦП 1–12); 6) антропогенно трансформированные (газоны, пустыри, придорожные участки, ЦП 13–15). Популяционно-онтогенетические исследования проводили по общепринятым методикам [8–10]. При выделении возрастных состояний ежи сборной использовали методические принципы и подходы, изложенные в работах Н.М. Григорьевой и др. [2]. Тип ценопопуляций *Dactylis glomerata* определяли, используя классификацию Л.А. Животовского [1].

Оценка виталитета ЦП дана с опорой на морфометрические параметры генеративных особей *Dactylis glomerata* с использованием критерия Q [3], на основании которого растения данного вида были разбиты на классы с равными интервалами по высоте побега: 50–100 см – класс «с», 100–150 см – класс «b», более 150 см – класс «а».

Для биохимических исследований использовали среднегенеративные побеги ежи сборной, собранные в фазу цветения в 2010 г. Выделение отдельных белковых фракций из листьев ежи сборной проводилось по методу, описанному Х.Н. Починком [7]. Данный метод основан на неодинаковой растворимости белков в различных растворителях. Белковые фракции из листьев указанного вида извлекали последовательно дистиллированной водой, затем 10%-ным раствором хлористого натрия, далее 70%-ным этиловым спиртом и, наконец, 0,2%-ным раствором щелочи. Полученные экстракты центрифугировали и определяли содержание белка по биуретовой реакции калориметрическим методом.

Статистический анализ результатов исследований проведен с использованием стандартных методов с помощью компьютерных программ STATISTICA 5,5 и «MS EXCEL».

Результаты исследований и их обсуждение

Среди популяционно-онтогенетических исследований особого внимания заслуживают такие показатели, как возрастная структура и виталитет (жизненность) ценопопуляций

растений, поскольку последние характеризуют не только состояние того или иного вида в сообществе, но и его адаптивные свойства в конкретных условиях среды, обеспечивающие способность популяционной системы к самоподдержанию и устойчивости к неблагоприятным воздействиям [10].

Возрастная структура представляет собой один из наиболее существенных признаков ценопопуляции и является ее интегральной характеристикой в конкретных ценологических условиях [9].

Характерной особенностью большинства ценопопуляций *Dactylis glomerata* является преобладание доли генеративных растений и выпадение отдельных фракций прегенеративного состояния (проростки, ювенильные, имматурные растения), реже — постгенеративного (субсенильные и сенильные растения) периодов (табл. 1).

Таблица 1

Возрастной состав ценопопуляций *Dactylis glomerata* в условиях Вятско-Камского Предуралья

	p	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
ЦП1	0	0	0,3	6	3,7	46,3	31,3	12,4	0
ЦП2	0	0,5	0	12,4	4,9	12,4	56	13,8	0
ЦП3	1,1	7,6	5,7	13	38	21	9,6	4	0
ЦП4	0	0	0,2	26,8	6,05	33,7	26,8	6,7	0
ЦП5	0	0	6	26,6	14	13,4	6,6	33,4	0
ЦП6	1,3	1,4	9,5	4	27	31,4	22	3,4	0
ЦП7	1	10	10	5	20	31	20	3	0
ЦП8	0	7,5	8,6	17,2	23,7	25,8	11,8	4,3	1,1
ЦП9	0	4,5	16,9	10,9	19,3	24,2	18,1	4,5	1,66
ЦП10	2,5	6,3	7,5	12	14	36	18	2,5	1,2
ЦП11	0	0	9	9	32	34	15	1	0
ЦП12	0	1	3	17	18	32	26	2,2	0,8
ЦП13	0	0	0,2	11,7	38,1	16,7	0	28,3	5
ЦП14	0	0	0,2	3	6,8	27,4	35,2	19,2	8,2
ЦП15	0	0	0,3	4,4	14	21,2	33,3	20	6,8

Примечание: возрастные стадии: j — ювенильная, im — имматурная, v — виргинильная, g₁ — молодая генеративная, g₂ — средневозрастная генеративная, g₃ — старая генеративная, ss — субсенильная, s — сенильная; ЦП № 1–15 – номера ценопопуляций.

По критерию «дельта-омега» Л.А. Животовского [1] ЦП ежи сборной относятся к 4 типам (зрелые, зреющие, стареющие и переходные) (рис. 1).

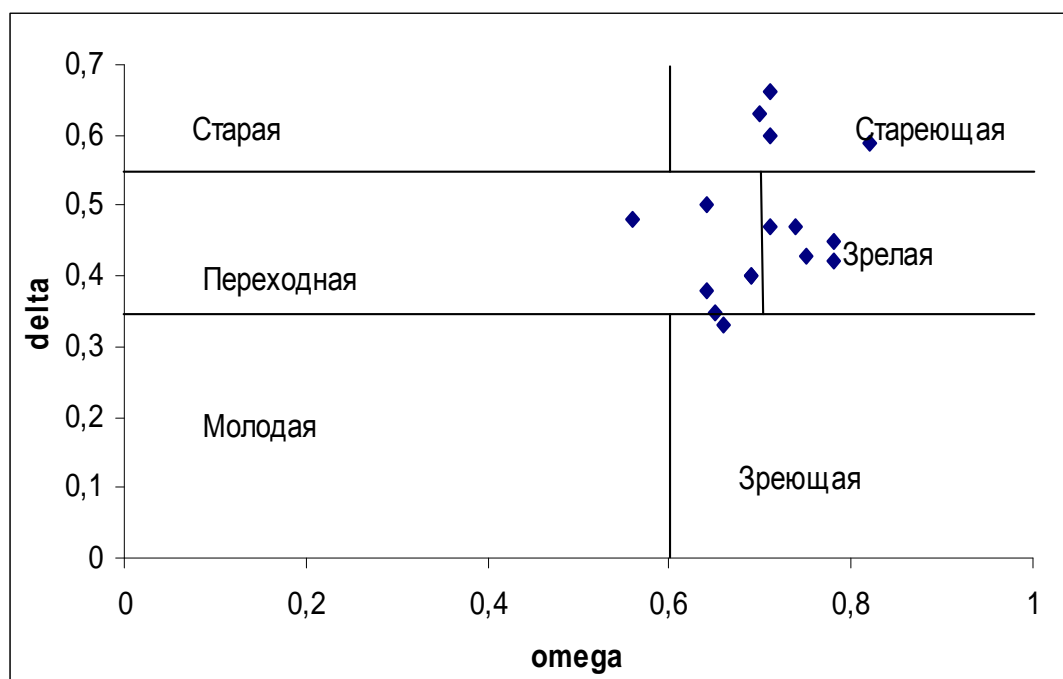


Рис. 1. Распределение ценопопуляций *Dactylis glomerata* по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [1] (2007–2010 гг.)

В Вятско-Камском Предуралье преобладают зрелые и переходные ЦП ежи сборной с центрированным спектром (ЦП 4, 6–12). Они встречаются преимущественно на лугах и приручьевых участках, что говорит об интенсивных процессах к возобновлению ценопопуляций данного вида и, соответственно, их самоподдержанию. Зреющая ЦП с левосторонним спектром (ЦП 3) и стареющие ЦП с правосторонним (ЦП 2, 14–15) и центрированным (ЦП 1) спектрами составляют 33,3% и отмечены главным образом в сообществах, подверженных значительным рекреационным нагрузкам.

Жизненность (виталитет) ценопопуляций растений – показатель более чувствительный к изменению условий [3], который отражает уровень состояния растений, обеспечивающий реализацию генетически обусловленной программы роста и продукции [6].

Анализ соотношений классов показал (табл. 2), что наибольшая доля особей ежи сборной относится к классу «b», наименьшая — к «с», промежуточное положение занимают высокорослые растения ежи сборной из класса «a». Соотношение этих классов позволило выявить принадлежность ЦП ежи сборной к тому или иному типу, установленному по классификации А.Ю. Злобина [3] на основе критерия Q. В результате выявлено, что к процветающим в исследованных ЦП *Dactylis glomerata* относится 73%, к равновесным – 6,7%, к депрессивным – 20%, а это в свою очередь говорит о благополучном состоянии ЦП ежи сборной в условиях Вятско-Камского Предуралья.

Оценка жизненности ЦП *Dactylis glomerata* по критерию виталитета и размерного спектра (2007–2010 гг.)

№ ЦП	Особь по классам виталитета			Виталитетный тип ЦП
	a	b	c	
1	0,03	0,92	0,05	процветающая
2	0	0,82	0,18	процветающая
3	0	0,67	0,33	равновесная
4	0,03	0,92	0,05	процветающая
5	0,15	0,8	0,05	процветающая
6	0,03	0,8	0,17	процветающая
7	0,05	0,87	0,08	процветающая
8	0,62	0,34	0,04	процветающая
9	0,3	0,67	0,03	процветающая
10	0,96	0,02	0,02	процветающая
11	0	0,9	0,1	процветающая
12	0,03	0,9	0,07	процветающая
13	0	0,1	0,9	депрессивная
14	0	0	1	депрессивная
15	0	0,25	0,75	депрессивная

Статус цветущих ЦП *Dactylis glomerata*, несмотря на небольшую встречаемость высокорослых особей (более 150 см) класса «а», позволяет присвоить выявленную максимальную относительную плотность распределения особей промежуточного класса «b». Поэтому, несмотря на цветущий характер ЦП, их виталитетный спектр имеет скорее центральную тенденцию и не указывает на преобладание особей с большими значениями тех параметров, на основе которых устанавливается их виталитет.

Высокий уровень представленности особей среднего класса «b» свидетельствует о высокой конкурентоспособности растений *Dactylis glomerata* в ряду напряженности ценологических отношений. Так, например, высокая плотность побегов ежи сборной, встречающаяся в большинстве случаев на луговых участках, способствует повышению уровня внутривидовой конкуренции (ЦП 6–7, 11–12), следствием которой является некоторое уменьшение размеров побегов ежи сборной.

Большая доля участия высокорослых особей класса «а» в ЦП 8–10 указывает на то, что произрастание растений ежи сборной происходит в наиболее приближенной к оптимальной эколого-фитоценологической обстановке, способствующей активации процессов роста, развития особей и семенного возобновления. Об этом свидетельствует максимальная доля участия молодых особей (j+im+v) в возрастном спектре, которая здесь в среднем составляет 35%.

Преобладание в ЦП 13–15 низкорослых и ослабленных особей *Dactylis glomerata* обусловлено, вероятно, угнетением растений в условиях повышенной антропогенной нагрузки и напряженности ценологических отношений в силу ограниченности ресурсов,

являющихся также причиной интенсивного отмирания проростков и преобладания в возрастном спектре старых генеративных и субсенильных особей.

Динамика фракционного состава белка листьев ежи сборной в зависимости от условий экотопа и онтогенеза позволит лучше понять механизмы адаптационного процесса данного вида к факторам среды, основываясь на биохимических исследованиях, а также выявить возрастные группы ежи сборной, характеризующиеся наиболее высоким содержанием белка.

Нами выявлено, что суммарное содержание белка на сухое вещество в листьях ежи сборной в некоторой степени коррелирует с условиями экотопа [4]. Так, в листьях ежи сборной, собранных на суходольных лугах, содержание суммарного белка в среднем достигает 9,7%, на пойменных лугах – 9,5%, на приручьевых участках – 9,2%, в антропогенно трансформированных местообитаниях – 8,9%, на лесных опушках – 6,6%.

Анализ данных по изучению динамики белковых фракций в онтогенезе в разных местообитаниях позволяет выявить следующие закономерности [4]:

- 1) основная часть растворимых белков на всех стадиях развития представлена преимущественно фракцией водорастворимых (альбуминов) и солерастворимых белков, причем их наибольшая доля отмечена у представителей молодых возрастных групп ежи сборной (j, im, v);
- 2) фракция спирторастворимых и щелочерастворимых белков в листьях ежи сборной увеличивается в сторону генеративных растений и в некоторых случаях — сенильных групп. Вероятно, это связано в первом случае с подготовкой запаса белков в семенах при переходе их в генеративное состояние, во втором – с уменьшением обводненности в листьях ежи сборной в результате старения;
- 3) наибольшее суммарное содержание белка в листьях различных возрастных групп ежи сборной отмечено у прегенеративных стадий (im-v); наименьшее – у постгенеративных (ss-s) и среднее – у генеративных особей (g₁-g₃). Причем указанная закономерность для растений ежи сборной наблюдается во всех исследованных ценопопуляциях вне зависимости от экологических условий местообитаний. Вероятно, это объясняется биохимическими процессами, происходящими в организме изучаемого вида, в частности метаболическими реакциями, зависящими от возрастного состояния.

Выводы:

1. Поливариантность возрастной структуры ЦП *Dactylis glomerata* L. в различных экологических условиях местообитаний повышает ее способность к самоподдержанию и устойчивости ЦП в исследованных сообществах. Как выяснено нами, тот или иной характер спектра и механизмы самоподдержания ценопопуляций ежи сборной в значительной мере

зависят от эколого-фитоценотической обстановки (густоты задернения, условий освещенности, влажности и содержания азота в почвах, антропогенного прессинга).

2. Критерием повышения виталитета ЦП *Dactylis glomerata* является произрастание растений указанного вида в фитоценозах, характеризующихся условиями полутени и оптимального увлажнения с низким уровнем внутривидовой и межвидовой конкуренции. Наиболее благоприятные условия, предопределяющие максимальный виталитет *Dactylis glomerata*, складываются в затененных, экотональных (маргинальных) участках (закустаренные долины ручьев близ леса). Напротив, среднегенеративные растения ежи сборной характеризуются наименьшими значениями виталитета, отражаемыми большинством морфологических параметров, проявляются на придорожных насыпях, пустырях и пастбищах. Разнообразие особей одного возрастного состояния, но разной жизненности *Dactylis glomerata*, по всей вероятности, является результатом адаптивных модификаций к разным эколого-фитоценотическим условиям.

3. Анализ содержания белка в листьях ежи сборной в зависимости от ее возрастных состояний показал, что для хозяйственного использования наряду с ЦП суходольных лугов особого внимания заслуживают ЦП пойменных и приручьевых участков. Это обусловлено прежде всего значительным количеством молодых растений ежи сборной в указанных ЦП и наибольшим содержанием водорастворимых белков в листьях указанного вида (альбуминов).

Список литературы

1. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. — 2001. — № 1. — С. 3–7.
2. Ежа сборная / Н. М. Григорьева [и др.] // Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков: метод. разработки для студентов биол. спец. / Под ред. А.Г. Еленевского. – М., 1997. – С. 31–34.
3. Злобин А.Ю. Теория и практика оценки виталитетного состава популяций растений // Ботанический журнал. – 1989. — Т. 74, № 6. — С. 769–780.
4. Красноперова С.А. Морфологические и биохимические особенности листьев растений *Dactylis glomerata* L. из различных условий произрастания // Проблемы и перспективы современной науки: материалы 4-й междунар. телеконф. Томск, 2011. – Т. 3, № 1. – С. 125–126.
5. Красноперова С.А., Веселкова Н.Р. Эколого-ценотическая и морфологическая характеристика популяций *Dactylis glomerata* L. в условиях Удмуртской Республики // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. – 2011. – № 9. – С.

357–365.

6. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. – 223 с.

7. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. Киев: Наукова думка, 1976. – 312 с.

8. Программа и методика биогеоценологических исследований / Под ред. Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1974. – 400 с.

9. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

10. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. – 181 с.

Рецензенты:

Ильминских Н.Г., д.б.н., профессор, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии растений и животных в зоне рискованного земледелия Тобольской комплексной биологической станции УРО РАН, г. Тобольск;

Туганаев В.В., д.б.н., профессор кафедры общей экологии и природопользования ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет», г. Ижевск.