

УДК 581.43+574.3.913

## РЕАЛИЗАЦИЯ АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦИАЛА У РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ СТЕРЖНЕКОРНЕВЫХ ТРАВ)

Олейникова Е. М.

*ФГБОУ ВО «Воронежский государственный аграрный университет им. императора Петра I Минсельхоз России», Воронеж, e-mail: cichor@agronomy.vsau.ru*

На основе долгосрочного мониторинга проведена оценка эколого-ценотических стратегий стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Установлено, что виды различных типов стратегий широко представлены в данной биоморфологической группе. Преобладающим типом стратегии является вторичный эксплерент-пациентный тип, из первичных типов преобладает эксплерентность, также отмечена и пациентность. Дальнейший анализ приспособительных механизмов показал, что особям стержнекорневой жизненной формы присущ широкий арсенал биологических адаптаций, которые реализуются на организменном и популяционном уровне: структурное разнообразие особей, поливариантность онтоморфогенеза, дифференциация особей по мощности и лабильность структуры их популяций. В конечном итоге совокупность биологических адаптаций складывается в эколого-ценотическую стратегию видов, позволяющую им осваивать значительные и разнообразные территории.

Ключевые слова: стержнекорневые травы, эколого-ценотические стратегии, адаптивный потенциал.

## SALESADAPTIVE CAPACITY IN PLANTS (ON THE EXAMPLE OF PIVOT ROOT GRASS PLANTS)

Oleinikova E. M.

*Voronezh State Agricultural University after Emperor Peter I, Voronezh, e-mail: cichor@agronomy.vsau.ru*

On the basis of the long-term monitoring the assessment of the life-history strategies of the pivot root grass plants of the Voronezh region was carried out. It was established that kinds of various types of strategies are widely represented in this biomorphological group. The second ruderal stress-tolerant type is the prevailing type of the strategy. The ruderal dominates among the primary types and the stress-tolerance is noted. The further analysis of the adaptive mechanisms showed that pivot root grass plants have a wide range of biological adaptations that are implemented on the organismic and populational level: the structural diversity of the plants, the polyvariance of the ontomorphogenesis, the differentiation of the plants on their capacity and the lability of the structure of their populations. In the end, the totality of the biological adaptations forms the life-history strategy of the types, that allows them to occupy large and diverse territory.

Keywords: pivot root grass plants, life-history strategies, adaptive capacity.

Обобщение морфологических и эколого-биологических особенностей растений и многосторонний анализ полученных результатов создает предпосылки к познанию механизмов освоения растениями конкретных условий местообитания, пространственно-временных принципов формирования популяций, а также путей возникновения и сущности приспособлений, благодаря которым растения выживают и накапливают органическое вещество, умножая его запасы в биосфере. Одной из ключевых задач современной популяционной биологии растений является [7] выявление механизмов сосуществования видов и поддержания видового богатства растительных сообществ.

Целью данной работы было выявление механизмов биологической адаптации у травянистых растений. В комплексной оценке использовано 308 видов стержнекорневых

трав, произрастающих в Воронежской области [4,5]. Наблюдения с целью выяснения типов эколого-ценотической стратегии и адаптивного потенциала видов велись на стационарных площадках по всей территории области на протяжении 20 лет по общепринятым методикам [7,8]. Воронежская область, располагаясь на рубеже двух ботанико-географических зон – лесостепной и степной, характеризуется значительной площадью (52,4 тыс. км<sup>2</sup>), богатым флористическим составом и гетерогенностью ландшафтно-экологических условий; это обстоятельство позволило анализировать группу стержнекорневых видов через призму конкретных условий – географических, почвенно-климатических и эколого-ценотических. При анализе результатов акцент сделан на сходстве биоморфологических и биологических характеристик видов на фоне различий экологических свойств в широком спектре фитоценозов. Проведение подобных исследований наиболее эффективно при использовании популяционного подхода, охватывающего несколько уровней организации живых систем: органический, организменный, популяционный и ценотический.

Арсенал адаптивных возможностей особей стержнекорневой биоморфы проанализирован на организменном и популяционном уровнях. Отдельно каждый из перечисленных ниже признаков является биологическим свойством тех или иных видов и родов растений, однако, комбинируясь в различных вариантах, они создают адаптивные преимущества, способствующие, применительно к объектам данной работы, значительному участию стержнекорневых видов во флоре Воронежской области.

#### Организменный уровень

1. Структурная организация растений (МСО). Широкие адаптивные возможности стержнекорневых видов во многом определяются особенностями строения побеговой и корневой систем: типом побега (безрозеточный, полурозеточный, розеточный) и длиной главного корня (длинностержнекорневые и короткостержнекорневые). Ранее нами рассмотрены возможные варианты комбинаций типа побега и длины корня у стержнекорневых травянистых растений области, выраженные в 11 типах моделей структурной организации – МСО [4,5]. Сочетание данных элементов формирует в конечном итоге не только общую морфологическую конструкцию растения, но и особенности его метаболизма. Стержневой корень прочно закрепляет растение в почве и использует ресурсы, слабо доступные видам других биоморф. Длина корня во многом определяет конкурентные возможности и объем поступающих минеральных веществ, а объем ассимилирующей поверхности – накопление органических веществ, скорость роста и энергобюджет особи. У отдельных видов в течение онтогенеза тип побега может меняться (так, для полурозеточной МСО – *Cichorium intybus*, *Eryngium campestre*, *Pimpinella tragium* и др. – особи пре- и постгенеративного периода имеют розеточные побеги, а генеративные – полурозеточные, у

безрозеточного вида *Lavaterathuringiaca* в прегенеративный период возможно образование розеточного побега и т.п.).

К адаптивному потенциалу структурной организации также относим компактность расположения стержнекорневой особи. Даже при значительной мощности и длине надземных и подземных органов (*Gypsophilapaniculata*, *Eryngiumcampestre*, *Silaumsilaus*, *Angelicaarchangelica*, *Xanthoselinumalsaticum*, *Phlomisprungens*, *Lavaterathuringiaca*, *Cichoriumintybus*) площадь, которую растение занимает в субстрате, невелика. Так, средний диаметр каудекса<sub>2</sub>-растений составляет: у лаватеры –  $12,78 \pm 0,4$  см, у качима –  $7,32 \pm 0,29$  см, у цикория –  $4,74 \pm 1,06$  см, у синеголовника –  $2,1 \pm 0,07$  см; диаметр конодия у дудника –  $6,85 \pm 0,35$  см. Тогда как высота надземной части, ее проективное покрытие и фитогенное поле значительны, что оказывает существенное влияние на близлежащие особи и структуру фитоценоза, а значит, и на позиции самих видов.

2. Семенное возобновление. Все объекты нашего исследования размножаются исключительно семенами, случаи вегетативного размножения отмечены лишь как проявление поливариантности развития и представляют собой старческую партикуляцию. Исследование семенной продуктивности отдельных монокарпических [1,6] и поликарпических [2] стержнекорневых видов указывает на высокие значения как потенциальной, так и реальной семенной продуктивности (у мощных особей циклахены дурнишникалистной может созреть до 18 000 семян, у цикория обыкновенного – до 3 500–6 500 семян за вегетационный сезон). Всхожесть только части из этих семян и выживание только небольшой части появившихся особей неизменно приводит к сохранению популяций этих и многих других стержнекорневых видов. Отдельно отметим различные способы десеминации, способствующие распространению семян на большие расстояния: эндо- и синзоохорию (виды родов *Thesium*, *Rumex*, *Polygonum*, *Chenopodium*, *Atriplex*, *Medicago*, *Trifolium*, *Polygala*, *Viola*, *Myosotis*, *Melampyrum*, *Plantago*); эпизоохорию (виды родов *Xanthium*, *Bidens*, *Arctium*); анемоаэрохорию (виды родов *Anthyllis*, *Jurinea*, *Carduus*, *Cirsium*, *Onopordum*, *Scorzonera*, *Tragopogon*, *Taraxacum*); анемогеохорию (*Salsolaaustralis*, *Gypsophila paniculata*, *Bunias orientalis*, *Eryngiumcampestre*, *Phlomisprungens*); баллистохорию (*Crambetatarica*, *Oxytropispilosa*, виды родов *Astragalus*, *Ferula*, *Pastinaca*, *Heracleum*, *Echium*, *Dracocephalum*, *Salvia* и др.); антропохорию (*Fagopyrumtataricum*, *Cannabis ruderalis*, *Cyclachaenaxanthifolia*, *Ambrosia artemisiifolia* и др.).

3. Поливариантность онтогенеза и темпы развития особей. Нами описано [4,5] VI типов и 15 вариантов прохождения онтоморфогенеза отдельными видами стержнекорневой биоморфы. Развитие всех возможных вариантов происходит на базе особи семенного происхождения, как с наличием постгенеративного периода, так и без него, темпы развития

могут существенно варьировать. Кроме нормального, отмечено замедленное и ускоренное развитие особей, пропуски онтогенетических состояний, состояние вторичного покоя. У двулетних монокарпиков отмечена факультативная поликарпичность (*M. officinalis*, *M. albus*, *Buniasorientalis* и др.). Складываясь, как ответная реакция растения на проявление внешних условий, в конечном итоге такое многообразие возможных вариантов развития во многом способствует сохранению популяций видов и закреплению их позиций в ценозе.

4. Размерная дифференциация особей. На примере стержнекорневого поликарпического вида *Cichoriumintybus* показана [3] фенотипическая пластичность морфопараметров как внутри одной популяции, так и в ценопопуляциях, расположенных в отличных эколого-ценотических условиях. Снижение мощности «в угоду» выживанию во многом способствует сохранению ценопопуляций цикория в широком экологическом диапазоне, а развитие особей высокой мощности в экологическом оптимуме позволяет виду занимать в подобных сообществах лидирующие позиции. Таким образом, формирование ценопопуляций цикория с различным уровнем мощности (в том числе и низким) значительно повышает реализацию адаптационного потенциала вида.

5. Ритмы сезонного развития особей. Свойства растений наиболее полно использовать время вегетационного периода мы также рассматриваем как один из механизмов адаптивного потенциала. У малолетних видов отметим способность развиваться по озимому и яровому типу (*Thlaspiarvense*, *T. perfoliatum*, *Capsellabursa-pastoris*, *C. orientalis*, *Resedalutea*, *Lapsanacommunis*, *Papaversomniferum*, *Aethusacynapium*), у многолетников – способность образовывать весеннюю и осеннюю (позднелетнюю) генерацию листьев и/или вторичных побегов (*Lotuscorniculatus*, *Onobrychisarenaria*, *Dracocephalumruysctiana*, *Stachysrecta*, *Cichorium intybus*) и вторичное цветение (*Salviaverticillata*, *S. pratensis*, *Scabiosaochroleuca*, *Knautiaarvensis*, *Cichorium intybus*, *Carduushamulosus*, *Tragopogonorientalis*), которое при благоприятных метеорологических условиях пополняет запас семян в популяции. У многих поликарпических видов осенью формируются зачаточные побеги возобновления, которые позволяют в следующем сезоне максимально быстро приступить к росту и ассимиляции. Также нами отмечено заметное варьирование длительности фенофаз в зависимости от метеорологической обстановки (в частности, в апреле-июле 2013 года сроки развития большинства травянистых видов опережали средне-многолетние на 10–15 дней).

#### Популяционный уровень

1. Структура и динамика ценопопуляций. Многолетний мониторинг популяций стержнекорневых трав позволяет говорить о вариабельности онтогенетического состава, уровня жизнестойкости и пространственного размещения особей в зависимости от

климатических, ценологических, эдафических факторов среды, а также биологических свойств самих видов [4,5,9]. Ценопопуляциям стержнекорневых видов свойственна гетерогенность различного характера. При организации онтогенетической структуры гетерогенность проявляется в разных количественных соотношениях возрастных групп, их наличии или отсутствии. Гетерогенность виталитета возможна как на уровне особей (вариабельность мощности развития отдельных растений), так и на популяционном уровне (значительное изменение жизненности ЦП в различных эколого-ценологических условиях). Пространственная гетерогенность выражается в мозаичном расположении особей вида в границах популяции. Полагаем, что пластичность структуры ценопопуляций является действенным адаптивным механизмом на популяционном уровне.

2. Эколого-ценологические стратегии. Популяционные стратегии видов во многом определяют состав и динамику растительности. Проведенные исследования позволяют заключить [5], что дифференциация стержнекорневых видов по показателям их популяционной стратегии выражена достаточно ярко, а выявленные закономерности прослеживаются в различных типах фитоценозов. Среди изученных видов хорошо выраженными чертами эксплерентности обладают прежде всего однолетние и двулетние монокарпические виды: *Cyclachaenaxanthifolia*, *Sisymbriumloeselii*, *S. officinale*, *Lepidiumruderale*, *Xanthiumspinosum*, *X. strumarium*, *Capsellabursa-pastoris*, *Thlaspiarvense*, *Arctiumlappa*, *A. tomentosum*, *Carduusacanthoides*, *C. crispus*, *C. hamulosus*, *C. nutans*, *C. uncinatus*, *Onopordumacanthium*, *Cirsiumvulgare*.

Смешанный тип адаптивной стратегии, сочетающий черты ярко выраженной эксплерентности с достаточно заметными чертами пациентности, способен проявлять целый ряд стержнекорневых видов, как монокарпического, так и поликарпического циклов развития. Поскольку эксплерент-пациентность стержнекорневых видов имеет различную экологическую амплитуду, в зависимости от того, являются ли фитоценологические условия или эдафические факторы определяющими при распространении указанных видов, в данной работе оказалось возможным поделить виды с эксплерентно-пациентным типом жизненной стратегии на фитоценологически (*Medicagolupulina*, *Dracocephalumthymiflorum*, *Alyssumcalycinum*, *Polygonumarenastrum*, *Consolidaregalis*, *Myosotismicrantha*, *Falcariavulgaris*, *Melilotusalbus*, *M. officinalis*, *Buniasorientalis*, *Echiumvulgare*, *Cichoriumintybus*, *Rumexconfertus*, *R. crispus*, *Melandriumalbum*, *Obernabehen*, *Taraxacumofficinale*, *Trifoliumpratense*, *Salviaverticillata*, *Echinopssphaerocephalus*) и экотопически (*Filagoarvensis*, *Sideritismontana*, *Meniocuslinifolius*, *Polycnemumarvense*, *Chaenorhinumminus*, *Polygonumneglectum*, *Arenariaserpyllifolia*, *Odontitesvulgaris*, *Anthemisruthenica*, *Chenopodiumacerifolium*, *Ch. glaucum*, *Ch. urbicum*, *Atriplexoblondifolia*, *A. patens*, *A. prostrata*,

*Atriplex sagittata*, *A. tatarica*, *Lithospermum officinale*, *Lappula squarrosa*, *Chorisporatenella*, *Euclidium syriacum*, *Plantago arenaria*, *Xeranthemum annuum*, *Corispermum declinatum*, *C. hyssopifolium*, *C. marschalii*, *C. orientale*, *Kochia laniflora*, *Thymelaeapasserina*, *Cirsium polonicum*, *C. serrulatum*, *Oenothera biennis*, *O. rubricaulis*, *Reseda lutea*, *Diploaxis cretaceae*, *Erucastrum gallicum*, *Marrubium praecox*, *M. vulgare*, *Stachys recta*, *Echinops ruthenicus*) приуроченные.

Черты пациентности присущи также большой группе монокарпических и поликарпических стержнекорневых видов. Как и виды предыдущей группы, пациенты дифференцированы на фитоценотически (*Seseli annuum*, *S. libanotis*, *Verbascum lychnitis*, *V. nigrum*, *V. orientale*, *V. phoeniceum*, *Scabiosa ochroleuca*, *Lavatera thuringiaca*, *Phlomis pungens*, *Gypsophila paniculata*, *Eryngium campestre*) и экотопически (*Verbascum densiflorum*, *C. majorovii*, *Erucastrum armoracioides*, *E. cretaceum*, *Erysimum canescens*, *E. cretaceum*, *Hesperis tristis*, *Pimpinella tragium*, *Gypsophila altissima*, *Bupleurum falcatum*, *Matthiola fragrans*, *Plantago salsa*, *Cephalaria auralensis*) приуроченные.

В заключение отметим, что в пределах стержнекорневой биморфы разные виды демонстрируют различные адаптационные механизмы организменного и популяционного уровня, их арсенал достаточно широк. Адаптивные эколого-ценотические стратегии закреплены генетически и в конечном итоге существенно влияют на формирование фенотипического спектра ценопопуляций стержнекорневых видов и укрепляют их ценотические позиции.

### Список литературы

1. Ильичева О. В. Онторморфогенез и популяционный анализ стержнекорневых травянистых видов семейства *Asteraceae* урбазкосистем (на примере г. Воронежа): дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 2009. – С. 82-109.
- Олейникова Е. М. Структура и динамика ценопопуляций *Cichorium intybus* L. Русской лесостепи: дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1999. – С. 63-84.
2. Олейникова Е. М. Популяционная биология *Cichorium intybus* L. (*Asteraceae*) бассейна Среднего Дона // Экология. – 2004. – № 6. – С. 423-429.
3. Олейникова Е. М. Онторморфогенез и структура популяций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области: монография. – Воронеж: ВГАУ, 2014. – 366 с.
4. Олейникова Е. М. Стержнекорневые травы юго-востока Средней России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Воронеж, 2015. – 43 с.

5. Олейникова Е. М., Ильичева О. В. Онтогенез и структура ценопопуляций *Cyclachaenaxanthifolia* (*Asteraceae*) в окрестностях города Воронежа // Растительные ресурсы. – 2008а. – Т. 44, вып. 3. – С. 66-74.
6. Олимпченко В. Г., Гужова Г. А., Семенова Г. В., Работнова М. В. Популяционные стратегии альпийских растений северо-западного Кавказа // Экология популяций: сб. научн. статей. – М.: Наука, 1991. – С. 165-180.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов: монография. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
7. Хмелев К. Ф., Никулин А. В., Олейникова Е. М. Сезонная и погодичная динамика численности и возрастного состава ценопопуляций *Cichoriumintybus* L. в Русской лесостепи // Раст. ресурсы. – 2003. – Т. 39, вып. 1. – С. 3-11.