

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ЧАСТУХИ ПОДОРОЖНИКОВОЙ (*ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L.)**

© 2013 Н.В. Васильева

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок

Поступила 09.10.2013

В работе приведены результаты многолетнего изучения особенностей развития *Alisma plantago-aquatica* L. и динамики продукции растений в онтогенезе. Приведены данные по прорастанию семян вида в зависимости от условий хранения, сроков сбора и стратификации. В результате изучения особенностей развития частухи в онтогенезе в различных экотопах выявлены факторы, определяющие репродуктивный успех данного вида.

**Ключевые слова:** экология, продукция, репродуктивный успех.

**ВВЕДЕНИЕ**

Экология размножения растений – это сочетание наследственных морфофизиологических особенностей развития растений, обеспечивающих успех репродукции, и экологической обстановки, в которой размножение происходит. Даже в пределах одного и того же фитоценоза под влиянием внешних факторов могут меняться ритм и темпы отдельных этапов размножения и количественные показатели продуктивности растений. При изучении проблемы возобновления травянистых ценозов первоочередного рассмотрения требуют вопросы развития растений от проростков до взрослого генеративного состояния.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

В основу работы положены результаты изучения особенностей развития *Alisma plantago-aquatica* L. и динамики продукции растений первого, второго и третьего годов жизни в разных экотопах, а также данные по прорастанию семян вида в зависимости от условий хранения, сроков сбора и стратификации.

Семена частухи подорожниковой были собраны на мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища напротив с. Глебово и на прудах экспериментальной прудовой базы «Сунога» ИБВВ РАН. Стратификация части собранных семян проводилась в холодильнике при температуре +4°C во влажном и сухом состоянии. Другую часть семян хранили в лаборатории в бумажных пакетиках при комнатной температуре.

Проращивание семян частухи подорожниковой проводилось в соответствии с ГОСТ 5055-56 «Семена и посадочный материал сельскохозяйственных растений». Все эксперименты проводились в трех повторностях.

Для характеристики прорастания семян использовались следующие показатели: 1) конечное прорастание (всхожесть); 2) энергия прорастания [7]; 3) лаг-время; 4) период прорастания; 5) скорость прорастания [14].

Возрастные состояния *A. plantago-aquatica* выделялись нами по методике Т.А. Работнова [10,11] с дополнениями А.А. Уранова [12,13] и Л.А. Жуковой и соавторов [2,3,4] на основе изучения морфометрических показателей частухи в природных условиях. Отнесение растений к тому или иному возрастному состоянию производилось на основании комплекса качественных и количественных морфологических признаков.

Для изучения особенностей развития *A. plantago-aquatica* нами был проведен сравнительный анализ морфологических и продукционных показателей растений первого, второго и третьего года жизни. Наблюдения за растениями проводились в пруду экспериментальной базы «Сунога» ИБВВ РАН. Грунт в пруду представлял собой заиленный глинистый песок, уровень воды колебался от 0 до 15 см, что соответствовало типичным условиям обитания частухи на мелководьях Рыбинского водохранилища. Нами также проведено исследование влияния колебаний уровня воды на динамику биомассы и продукцию частухи подорожниковой. Наблюдения велись с начала июня до конца июля на трех постоянных площадках, расположенных по градиенту увлажнения на участке нарушенной луговины среди ивняка. Первая располагалась у края рытвины (с глубинами 47-54 см), вторая в 3-х метрах от нее в понижении (с глубинами 0-8 см), третья – на небольшом возвышении в 4-х метрах от рытвины. В течение сезона наблюдалось колебание глубины воды на первой и второй площадках и степени увлажнения грунта на третьей. Общее количество растений на площадках за время наблюдений практически не менялось. В течение сезона проводились фенологические наблюдения: измерялись температура воздуха и воды.

Васильева Наталья Викторовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, [vnv@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:vnv@ibiw.yaroslavl.ru)

Расчет продукционных показателей выполнялся по методике В.Г. Папченкова [9] согласно которой в основу определения динамики прироста массы побегов положены периодические измерения высоты всех растений на постоянной учетной площадке с одновременным отбором модельных растений у произрастающих рядом с ней особей.

Для характеристики изучаемых группировок растений использовали следующие показатели: сухая надземная биомасса, опад, чистая первичная продукция [9], репродуктивное усилие, абсолютная скорость прироста биомассы [5], потенциальная семенная продуктивность, реальная семенная продуктивность, коэффициент реальной семенной продуктивности [1, 8].

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При рассмотрении стратегии размножения частухи подорожниковой нами было выяснено, что вегетативное и генеративное размножение частухи подорожниковой как многолетнего растения как бы дополняют друг друга. При этом «Партикуляция ... (наблюдаемая у частухи) ... только формально может рассматриваться как процесс размножения. Она не изменяет ни возрастного состояния популяции, ни территории, занятой особями вида» [8, стр.11) и лишь клонирует отдельные растения частухи, сохраняя их индивидуальные свойства в данной популя-

ции, в то время, как генеративное размножение служит для размножения вида в целом. При генеративном размножении частуха подорожниковая стремится к максимальному обеспечению репродуктивного успеха, придерживаясь свойственной виду R-стратегии. Для этого в течение жизни растения используют самую разную тактику жизнедеятельности.

Уже в ходе созревания семян под воздействием условий окружающей среды частуха закладывает несколько их разнокачественных генераций, способных прорасти в разное время и в разных условиях. Этому служит как разновременность разворачивания мутовок и раскрытия цветков на цветоносе (цветки первых мутовок раскрываются уже тогда, когда остальные мутовки еще не развиты), так и образование нескольких генераций цветоносов, каждая из которых попадает в различные метеорологические условия. Помимо разнокачественности, у семян частухи, как и у семян луговых злаков [6], существуют внутренние механизмы, не позволяющие им прорасти в неблагоприятные для развития проростков сроки (для нашей зоны это период с октября по март месяц включительно). Эти механизмы и обусловили в нашем эксперименте пульсацию всхожести семян сбора августа 1999 г.

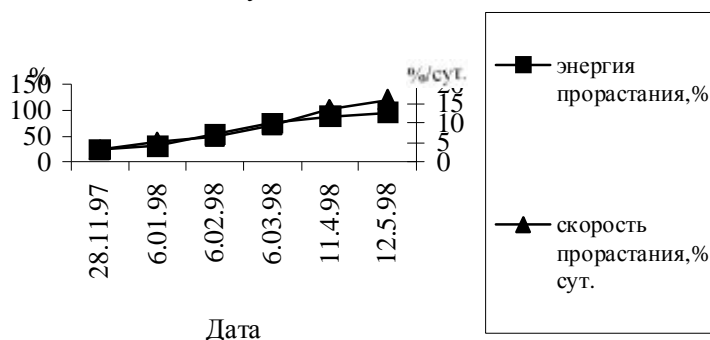


Рис. 1. Динамика показателей прорастания семян после холодной влажной стратификации (сбор сентября 1997 г.).

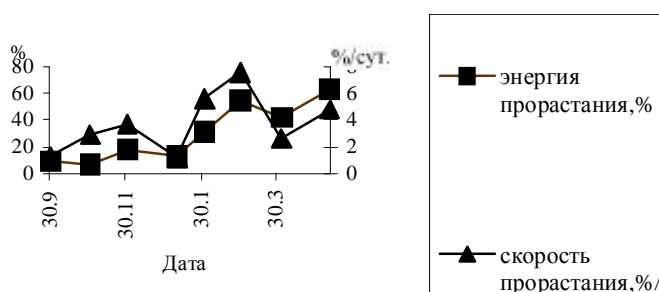


Рис. 2. Динамика показателей прорастания семян после холодной влажной стратификации (сбор августа 1999 г.).

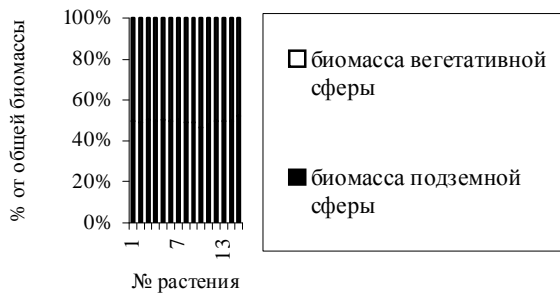


Рис. 3. Структура биомассы проростков

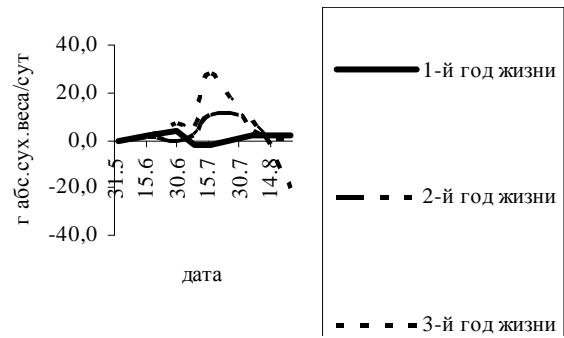


Рис. 4. Динамика абсолютной скорости прироста биомассы растений разного возраста.

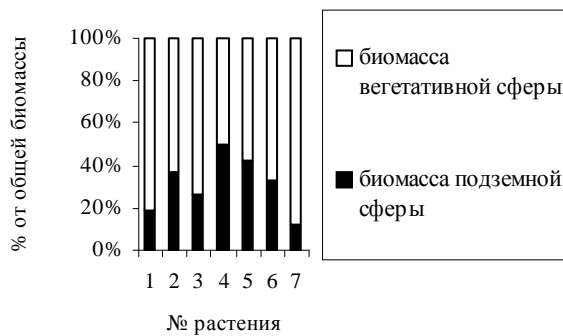


Рис. 5. Структура биомассы ювенильных растений

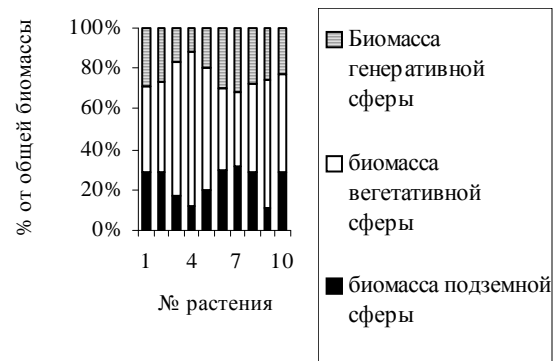


Рис. 6. Структура биомассы молодых генеративных растений второго года жизни

Поскольку семена были собраны в сроки, когда еще не произошло их полного созревания, высушивание привело к преждевременному вхождению семян в состояние покоя. И лишь по истечении 6 месяцев состояния покоя (срок, заложенный в семенах на генетическом уровне в ходе приспособления к условиям окружающей среды таежной зоны) после влажной холодной стратификации наблюдалась вспышка прорастания, пришедшаяся на февраль месяц (рис. 2).

В случае нормальных условий вхождения в состояние покоя (семена сбора сентября 1997 г.) зимней вспышки прорастания не наблюдалось, семена выходили из состояния покоя постепенно, максимум конечного прорастания наблюдался в мае, в момент появления проростков в природе (рис. 1).

В неблагоприятных условиях вегетации (высокие температуры воздуха, засуха) для возобновления популяции включаются «запасные» механизмы, стимулирующие прорастание семян, обладающих, по всей видимости, другим типом покоя и требующие для прорастания иных, нежели обычные, условий. Ведущим фактором при формировании второй генерации проростков являются, по всей видимости, условия освещения. Под плотным пологом первой генерации проростков происходит снижение освещенности, и та-

ким образом прекращается прорастание светочувствительных семян частухи. При гибели первой генерации проростков (под воздействием высоких температур воздуха и недостаточного увлажнения) происходит восстановление условий освещения и начинается прорастание второй генерации проростков. Наличие нескольких фракций семян, формирующих вторую генерацию всходов при условии гибели первой генерации является приспособительным механизмом, позволяющим поддерживать численность популяции на максимально возможном для данного экотопа уровне.

Для достижения максимальным количеством проростков и ювенильных растений взрослого генеративного состояния в ходе онтогенеза растения частухи меняют свою жизненную стратегию. Проростки частухи проявляют себя как К-стратеги, что отражается на структуре их биомассы, относительных темпах ее прироста (рис. 3, 4).

Ювенильные и молодые скрыто генеративные растения проявляют себя уже как S-стратеги. На этих стадиях онтогенеза меняется соотношение надземной и подземной биомассы, снижаются темпы ее прироста (рис. 5).

Дальнейшее развитие растений до средневозрастного генеративного состояния так же направлено на обеспечение максимального репродуктивного успеха, показателем которого является

репродуктивное усилие. Молодые генеративные растения второго и третьего года жизни, по всей видимости, используют промежуточную, S–R–стратегию, затрачивая большие материально-энергетические ресурсы на успешное прохождение всех фенотипов (среднее репродуктивное усилие составляет 18 % и 35 % у молодых генеративных второго и третьего года жизни, соответственно). И лишь в средневозрастном генеративном состоянии на третий год жизни растения частухи подорожниковой проявляют себя полностью как R–стратеги (репродуктивное усилие составляет 51%). Изменение жизненной стратегии растений отражается также и на структуре их биомассы, относительных темпах ее прироста (рис.6).

Результатом изменения стратегии в ходе онтогенеза является максимально возможное выживание проростков, ювенильных, молодых вегетативных растений и повышение показателей семенной продуктивности генеративных растений с возрастом (если растения второго года жизни продуцируют в среднем около 400 штук семян на один цветочный побег, то на третий год жизни – уже около 2270).

Развитие надземной вегетативной сферы подготавливает базу для формирования генеративных органов растений. После достижения генеративной стадии онтогенеза морфологические и продукционные показатели вегетативной сферы продолжают возрастать (табл. 1), что обеспечивает максимальный успех семенного размножения (у более мощных растений более обильное цветение и плодоношение).

Помимо внутренних причин, определяющих репродуктивный успех частухи подорожниковой,

генеративное размножение зависит от условий вегетации, в частности от степени колебаний уровня обводнения местообитания. Наиболее благоприятными для генеративного размножения являются условия небольших изменений водного уровня.

С водным режимом, а также характером субстрата связана уже судьба проростков частухи. Они лучше развиваются при глубине воды от 0 (водонасыщенный грунт) до 3 см. В случае превышения этой глубины большая часть проростков не может укорениться и гибнет. Для лучшего закрепления проросткам необходимо наличие хотя бы тонкого слоя наилка или мелкозернистого песка. На каменистых участках мелководья, не смотря на наличие большого банка семян, из-за неспособности укорениться в этих условиях частуха не растет. Так как обязательным условием существования вида является хотя бы минимальное обеспечение репродукции, при экстремальных условиях вегетации (высокие температуры воздуха, обсыхание грунта) растения частухи подорожниковой способны в ходе онтогенеза переходить из ювенильного возрастного состояния, минуя скрыто генеративное, в молодое генеративное состояние. В этом случае растения добиваются минимального эффекта репродукции. Продукционные показатели генеративной сферы растений и показатели их семенной продуктивности очень малы: потенциальная семенная продуктивность (ПСП) составляет 250 шт./цветочный побег, реальная (РСП) – от 70 до 120 шт./цветочный побег, коэффициент РСП – от 20 до 40%, урожай семян – 6120 шт./м<sup>2</sup>.

**Таблица 1.** Продукционные показатели различных возрастных состояний растений *A. plantago-aquatica* (абс. сух. масса, г/м<sup>2</sup>)

Возрастное состояние	Биомасса в пик развития			Биомасса после пика развития	Опад	Чистая годовая продукция	Доля максимальной биомассы в продукции, %
	Биомасса листьев	Биомасса цветочных побегов	Общая надземная биомасса				
1	14.7	0	14.7	12.8	22.1	49.6	29.6
2	8.7	0	8.7	0	38.5	53.6	28.2
1-й год	23.4	0	23.4	12.8	38.5	74.6	31.4
3	6.1	0	6.1	0	2.2	8.3	73.5
4	5.4	2.3	35.4	0.2	6.6	98.3	36.0
2-й год	41.5	2.3	43.6	0.2	62.8	106.6	40.9
5	22.9	7.3	30.2	0	11.3	41.5	72.8
6	49.0	14.5	63.5	17.6	139.5	220.6	28.8
3-й год	71.9	21.8	93.7	17.6	150.8	262.1	35.7
Все растения	136.8	24.1	160.9	30.6	2552.1	443.6	36.3

Примечание: 1 – проростки, 2 – ювенильные растения, 3 – молодые вегетативные растения второго года жизни, 4 – молодые генеративные растения второго года жизни, 5 – молодые генеративные растения третьего года жизни, 6 – средневозрастные генеративные растения третьего года жизни.

В условиях слабого колебания уровня обводнения вслед за увеличением абсолютной скорости прироста общей надземной биомассы, определяющей мощность генеративной сферы растений,

наблюдается выдвигание цветочных побегов. Затем происходит спад скорости прироста общей надземной биомассы, при этом наблюдаются максимальные показатели биомассы цветочных побегов (табл.

2). В этот период происходит их разворачивание и цветение. При таком режиме обводнения у растений популяции наблюдается максимальный репродуктивный успех, а также максимальные значения количественных морфологических показателей и общей биомассы генеративной сферы.

В условиях сильного колебания уровня воды у растений наблюдается 2 пика абсолютной скоро-

сти прироста общей надземной биомассы связанных с падением уровня воды, вслед за которыми происходит выдвигание первых, а затем вторых цветоносов. Спад скорости прироста биомассы приходится на развитие цветоносов и цветение растений (табл. 3).

**Таблица 2.** Динамика абсолютной скорости прироста биомассы, средней биомассы цветоносов и общей надземной биомассы растений *A. plantago-aquatica* в условиях слабого изменения уровня воды (в расчете на абсолютно сухое вещество)

Дата	Глубина воды, см	Абсолютная скорость прироста общей надземной биомассы, г/м <sup>2</sup> в сут.	Средняя биомасса цветоноса, г	Общая надземная биомасса, г/м <sup>2</sup>
05.06.98	8,0	0,00	0,00	43,1
17.06.98	8,0	0,48	0,00	48,9
25.06.98	5,0	-0,02	0,10	48,8
02.07.98	3,0	4,54	0,24	85,1
09.07.98	1,0	7,75	0,40	139,3
16.07.98	0,0	-0,25	0,44	137,5
23.07.98	0,0	-13,05	0,48	46,7
30.07.98	0,0	-6,60	0,48	0,0

**Таблица 3.** Динамика абсолютной скорости прироста биомассы, средней биомассы цветоносов и общей надземной биомассы растений *A. plantago-aquatica* в условиях сильного изменения уровня воды (в расчете на абсолютно сухое вещество)

Дата	Глубина воды, см.	Абсолютная скорость прироста общей надземной биомассы, г/м <sup>2</sup> в сут.	Средняя биомасса первого цветоноса, г	Средняя биомасса второго цветоноса, г	Общая надземная биомасса, г/м <sup>2</sup>
05.06.98	54,0	—	0	0	119,1
17.06.98	40,0	-1,60	0,02	0	58,3
25.06.98	53,0	1,02	0,07	0	62,1
02.07.98	47,0	3,95	0,14	0,02	80,8
09.07.98	26,0	2,70	0,42	0,38	99,9
16.07.98	21,0	0,15	0,44	0,62	101,0
23.07.98	13,0	7,35	0,46	0,66	152,4
30.07.98	0,0	-3,24	0,50	0,73	129,7

В этом случае растения вынуждены тратить большие энергетические ресурсы на поддержание вегетативной сферы, вследствие чего падают ее морфометрические показатели, общая биомасса генеративной сферы и семенная продуктивность растений популяции. Помимо этого, снижается также и количество образующихся завязей по отношению к количеству образовавшихся цветков (коэффициент РСП).

### ВЫВОДЫ

Таким образом, определяющее значение для репродуктивного успеха частухи подорожниковой как R-стратега, имеют: 1) внутренние физиологические особенности семян, определяющие длительность и тип их покоя; 2) изменение стратегии жизни в ходе онтогенеза для выживания возможно большего количества молодых растений в прегенеративном периоде и приспособления к условиям окружающей среды; 3) мощность и темпы развития вегетативной сферы растений, определяющие мощность и темпы развития гене-

ративной сферы в период репродукции; 4) относительная стабильность условий вегетации и уровня обводнения как в год, предшествующий рассматриваемому вегетационному периоду, так и в ходе текущего года.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вайнагий И.В.* О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
2. *Жукова Л.А.* Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общей биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 361–374.
3. *Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Файзулина С.Я., Балахонов С.В., Максименко О.Е., Глозов Н.В.* Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. // Экология. 1996. № 6. С. 445–453.
4. *Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.* Введение // Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука. 1976. С. 5–12.
5. *Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань. Изд-во Казанского университета. 1989. 145 с.

6. *Корякина В.Ф.* О ритмичности всхожести семян луговых злаков. // Ботан. журн. СССР. 1937. Т. 22. № 6. С. 519–528.
7. *Кулешов Н.Н.* Агрономическое семеноведение. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов. 1963. 480 с.
8. *Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука. 1981. 93 с.
9. *Папченко В.Г.* Методика и результаты изучения динамики накопления растительной массы некоторых гелофитов // Эксп. изучение искусст. и естест. экосистем. Казань, 1985. Ч. 2. С. 77–94.
10. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. 1950. Вып. IV. С. 7–205.
11. *Работнов Т.А.* Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов надземных биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 3. С. 64–80.
12. *Уранов А.А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. МОИП. 1960. Т. LXV. Вып. 3. С. 77–92.
13. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
14. *Shiple B., Keddy P. A., Moore D. R. J., Lemky K.* Regeneration and establishment strategies of emergent macrophytes. // Journal of Ecology. 1989. Vol. 77. P. 1093–1110.

## SOME ECOLOGICAL FEATURES OF REPRODUCTION (*ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L.)

© 2013 N.V. Vasilieva

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Science

In activity the outcomes of perennial analysis of features of development *Alisma plantago-aquatica* L. and dynamics of production of plants in an ontogenesis are adduced. As a result of analysis of features of development частухи in an ontogenesis in different ecotopes the factors determining genesial success of the given kin dare detected.

**Key words:** Ecology, production, genesial success.