

УДК [581.3+581.522.4](470.44)

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ КОРОТКОНОЖКИ ПЕРИСТОЙ *BRACHYPODIUM PINNATUM* (L.) BREAUV. В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2017 Э.И. Кайбелева, Е.А. Архипова, А.М. Комиссарова, О.И. Юдакова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,

Статья поступила в редакцию 30.05.2017

В статье представлены результаты исследования репродуктивных особенностей *Brachypodium pinnatum* (L.) Breauv., приводятся данные по произрастанию растений в различных по освещенности сообществах Хвалынского района Саратовской области. Установлено, что *B. pinnatum* является половым облигатным аллогамом, репродуктивная стратегия которого основана на сочетании вегетативного и семенного размножения. Эффективность семенной репродукции зависит как от степени освещенности растений, так и степени увлажненности места обитания.

Ключевые слова: *Brachypodium pinnatum* (L.) Breauv., национальный парк «Хвалынский», зародышевый мешок, лесное сообщество

Инвазия чужеродных видов в аборигенные экосистемы является одной из основных причин снижения биологического разнообразия. Экологическая пластичность и высокая скорость размножения инвазивных видов позволяют им быстро осваивать новые территории, подавляя и вытесняя при этом аборигенные виды. Со второй половины 20 века в луговых фитоценозах влажных районов Западной Европы наблюдается активная экспансия дикорастущего злака *Brachypodium pinnatum* (L.) Breauv. Ее негативные последствия особенно сильно проявляются на известковых пастбищах, где злак образует монодоминантные сообщества, резко снижая видовое разнообразие [1-6]. В пределах исторического ареала этот вид, как правило, приурочен к сухим сосновым, дубовым и мелколиственным лесам, опушкам и редколесьям, лесным полянам на склонах и дренированных местах. В Нижнем Поволжье как доминант в луговых сообществах не описан [7-9]. Поскольку скорость и масштабы оккупации инвазивными видами новых территорий определяются адаптивными возможностями и репродуктивными особенностями растений, знание специфики репродуктивной стратегии вида может способствовать разработке эффективных методов сдерживания и предотвращения инвазии.

Цель исследования: изучение репродуктивных особенностей *B. pinnatum* и его роли в сложении лесных биоценозов в условиях Саратовской области – одного из регионов исторического ареала этого вида.

Материал и методы. Материалом исследования послужили растения двух популяций *B. pinnatum* в Национальном Парке «Хвалынский»

(Саратовская область), территория которого подвергается минимальной антропогенной нагрузке. Геоботанические описания лесных сообществ проводили в полевые сезоны 2003-2008 гг., цитозембриологические исследования – в 2014-2015 гг. Растительный покров изучался по ярусам [10]. Для описания древостоя закладывались учетные площади размером 20 x 20 м. Для каждого дерева определялась видовая принадлежность, высота (при помощи эклиметра), диаметр на уровне груди и жизненное состояние (ЖС). Определение ЖС каждого дерева и всего древостоя в целом проводилось по методике В.А. Алексеева [11].

Подрост (древесные растения, высота которых не превышает ¼ древесного яруса) и подлесок (кустарниковый ярус) описывались на всей учетной площади методом сплошного перечета. Определялась их видовая принадлежность, высота, встречаемость. Для изучения всходов и травяного покрова закладывались площадки размером 1 м² не менее, чем в 25-ти повторностях, на которых определялась видовая принадлежность, высота, встречаемость, обилие путем сплошного пересчета [12]. На каждой учетной площади выполнялся полный почвенный разрез для изучения морфологических признаков почвы и не менее трех прикопок для уточнения мощности верхних горизонтов и лесной подстилки. Морфологические признаки почв описывались по общепринятой методике [13]. При таксономии почв использовались известные руководства [14-16] с учетом региональных особенностей [17]. Современная номенклатура растений приведена по сводке С.К. Черепанова [18]. Наименование ассоциаций приводится в соответствии с доминантно-детерминантным подходом [19, 20].

Для проведения цитозембриологического анализа по 15 растений из каждой популяции фиксировали в разгар цветения уксусом (3:1). Качество пыльцы и структуру микрогаметофитов изучали на препаратах давленных пыльников, окрашенных акридиловым оранжевым [21]. Анализ препаратов осуществляли с помощью люминесцентного

Кайбелева Эльмира Исмаиловна, аспирантка. E-mail: elmira-kaybeleva@mail.ru

Архипова Екатерина Александровна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и экологии. E-mail: arhipova@mail.ru

Комиссарова Алина Михайловна, студентка

Юдакова Ольга Ивановна, доктор биологических наук, заведующая кафедрой генетики. E-mail: yudakova@info.sgu.ru

микроскопа «AxioScop» (C. Zeiss, Германия). Структуру женских зародышевых мешков изучали на просветленных препаратах семязачатков [22]. Морфометрические параметры женской и мужской генеративных сфер определяли с помощью модуля «Автоматическое измерение» программы визуализации изображения «AxioVision» (C. Zeiss, Германия).

Результаты исследования.

Геоботаническая характеристика сообществ с участием *B. pinnatum*. На территории Хвалынского

района были обнаружены две ассоциации с участием *B. pinnatum*: березняк коротконожковый (описан 06.07.2006 г. в окр. с. Старая Лебежайка, Хвалынского лесничество, занимает нижнюю часть склона северной экспозиции; почва – дерново-карбонатная лесная) и дубрава коротконожковая (описана на территории урочища Таши, Хвалынского лесничество, 11.07.2008, располагается на восточном склоне; почва – дерново-карбонатная лесная). Характеристика древостоев, подроста и подлеска сообществ приведены в табл. 1-3.

Таблица 1. Характеристика древостоев изученных сообществ

Название ассоциации	Формула <i>B. pinnatum</i> древостоя	Высота древостоя, м	Диаметр стволов, см	Сомкнутость крон, доли ед.	Коэффициент жизнестойкости, L, %
березняк коротконожковый	10 Б	12,5±0,19	29,3±1,12	0,1	77,7
дубрава коротконожковая	9 Д., 1 Я.	13,0±0,39	23,3±1,05	0,8	37,9

Таблица 2. Характеристика подроста и всходов изученных сообществ

Древесная порода	Подрост		Всходы	
	плотность, шт./га	$\frac{X_{\text{ср.}}}{X_{\text{мин.}} - X_{\text{макс.}}}$	плотность, шт./га	$X_{\text{ср.}}$
березняк коротконожковый				
<i>Sorbus aucuparia</i>	250,0	$\frac{82,0}{15-180}$	0	0
дубрава коротконожковая				
<i>Acer platanoides</i>	7500,0	$\frac{181,9}{32-550}$	0	0
<i>Malus praecox</i>	500,0	$\frac{44,0}{\text{единично}}$	0	0

Таблица 3. Характеристика подлеска изученных сообществ

Название вида	Плотность, шт./га	Высота, см *
Березняк коротконожковый		
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	50,0	$\frac{13,5}{13-14}$
<i>Euonymus verrucosa</i>	100,0	$\frac{47,0}{38-56}$
<i>Rubus saxatilis</i>	525,0	$\frac{12,4}{7-19}$
Дубрава коротконожковая		
<i>Acer tataricum</i>	9000,0	$\frac{72,3}{8-202}$
<i>Crataegus vulgensis</i>	9000,0	$\frac{90,2}{15-166}$
<i>Euonymus verrucosa</i>	1000,0	$\frac{94,0}{67-121}$
<i>Rosa majalis</i>	4500,0	$\frac{71,4}{27-120}$

В травостое, как березняка, так и дубравы, доминирует *B. pinnatum*. Однако при практически одинаковой встречаемости (табл. 4), его плотность в березняке в несколько раз превосходит плотность в дубраве (220,80 и 69,79 шт./м², соответственно). В

травостое березняка произрастают представители 22 видов покрытосеменных растений, высота травостоя 33,5 см, общее проективное покрытие 70%. В травостое дубравы встречаются представители 28 видов цветковых, высота травостоя 31,3 см, общее проективное покрытие 52,5% (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика травостоя изученных сообществ

Название вида	Встречаемость, %	Плотность, шт./м ²
березняк коротконожковый		
<i>Brachypodium pinnatum</i>	40	220,80
<i>Bromopsis riparia</i>	60	25,20
<i>Anemone sylvestris</i>	60	11,00
<i>Carex digitata</i>	40	9,80
<i>Galium boreale</i>	100	7,20
<i>Viola hirta</i>	80	4,60
<i>Galium verum</i>	60	2,80
<i>Convallaria majalis</i>	60	2,00
<i>Vicia cracca</i>	60	1,60
<i>Pimpinella saxifraga</i>	60	1,20
<i>Cephalanthera rubra</i>	40	1,00
<i>Aster bessarabicus</i>	40	1,00
<i>Achillea millefolium</i>	40	0,80

Продолжение таблицы 4		
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	20	0,80
<i>Medicago romanica</i>	40	0,80
<i>Plantago urvillei</i>	40	0,60
<i>Galium tinctorium</i>	20	0,40
<i>Trifolium alpestre</i>	20	0,40
<i>Laser trilobum</i>	20	0,20
<i>Veronica teucrium</i>	20	0,20
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	20	0,20
дубрава коротконожковая		
<i>Brachypodium pinnatum</i>	39	69,79
<i>Convallaria majalis</i>	29	14,74
<i>Poa angustifolia</i>	16	7,37
<i>Carex supina</i>	13	7,37
<i>Elytrigia repens</i>	42	5,89
<i>Carex contigua</i>	3	4,00
<i>Dactylus glomerata</i>	13	2,74
<i>Thalictrum minus</i>	11	1,68
<i>Polygonum aviculare</i>	18	1,58
<i>Adonis vernalis</i>	11	1,58
<i>Fragaria viridis</i>	13	1,05
<i>Vicia cracca</i>	16	0,95
<i>Lathyrus pisiformis</i>	11	0,84
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	8	0,74
<i>Filipendula vulgaris</i>	5	0,74
<i>Poa nemoralis</i>	5	0,53
<i>Nepeta pannonica</i>	3	0,53
<i>Achillea millefolium</i>	5	0,42
<i>Galium boreale</i>	5	0,42
<i>Veronica chamaedrys</i>	3	0,42
<i>Phlomis tuberosa</i>	8	0,32
<i>Laser trilobum</i>	3	0,32
<i>Geranium sanguineum</i>	3	0,21
<i>Agrimonia eupatoria</i>	5	0,21
<i>Epipactis helleborine</i>	3	0,11
<i>Echinops sphaerocephalus</i>	3	0,11
<i>Knautia arvensis</i>	3	0,11
<i>Asparagus officinalis</i>	3	0,11

Репродуктивные особенности *B. pinnatum*. Цветки *B. pinnatum* собраны в колоски, которые образуют прямые или слегка наклоненные соцветия, отличительной особенностью является опушение колосковых чешуй и реснитчатоволосистая нижняя цветковая чешуя. Наличие волосков в области междоузлий является характерной чертой этого вида. На завязях также присутствуют многочисленные трихомы (см. рис. 1). У изученных растений в пыльниках формировалось 2081 ± 363 пыльцевых зерен (табл. 5). Степень дефектности пыльцы в среднем составила 15,5%. Соотношение количества пыльцевых зерен к количеству семязачатков – 6243, что характерно для облигатных аллогамов.

Мегаспорофитогенез осуществляется согласно *Polygonum*-типу (см. рис. 1). Антиподы претерпевают процессы эндорепродукции, в результате чего становятся двух-трехъядерными. Иногда в зрелых антиподах ядра сливаются, образуя одно полиплоидное ядро. Полярные ядра до оплодотворения не сливаются. Каких-либо цитозембриологических особенностей, указывающих на апомиксис, не обнаружено. В изученных биотопах семенное

размножение у *B. pinnatum* практически не реализовывалось. В дубраве растения не формировали генеративные побеги, а в березняке цвели, но в подавляющем большинстве случаев не плодоносили. Причиной отсутствия семян была дегенерация завязей вследствие обезвоживания, так как период цветения в год исследования характеризовался высокими дневными и ночными температурами (около 30°C) при полном отсутствии осадков. Плодоносящие растения встречались только в хорошо увлажненных участках: в низинах по местам выхода родников и на берегу водоема у уреза воды.



а



б



в



г

Рис. 1. Женские генеративные структуры *B. pinnatum*:

а – завязь; *б* – трихомы на поверхности завязи, среди которых располагается выпавшая из пыльников пыльца; *в* – зрелый зародышевый мешок; *г* – двухклеточный проэмбрио и клеточный эндосперм

Выводы: *B. pinnatum* является половым облигатным аллогамом, репродуктивная стратегия которого основана на сочетании вегетативного и семенного размножения. Этот вид является одним из наиболее светолюбивых представителей рода *Brachypodium* [23, 24], для цветения и прорастания семян ему требуется длительный период хорошей освещенности [23]. В изученных популяциях *B. pinnatum* эффективность семенного способа репродукции определялась не только степе-

нью освещенности, но и степенью увлажненности места обитания. В березняке коротконожковом при высокой освещенности (сомкнутость древостоя 0,1) плотность растений составила 220,8 шт./м². Генеративные побеги развивались, но семенное размножение реализовывалось только у растений, произрастающих на влажных участках. В местах с недостаточным увлажнением наблюдалась массовая дегенерация завязей. В дубраве коротконожковой в условиях низкой освещенности (сомкнутость древостоя 0,8) плотность растений была значительно ниже (69,8 шт./м²), при этом генеративные побеги не развивались, и размножение происходило исключительно вегетативным способом. Судя по всему, при инвазии во влажные районы Западной Европы на известковых пастбищах создаются самые благоприятные условия (повышенная влажность и освещенность) для реализации у *B. pinnatum* как вегетативного, так и семенного размножения. Для борьбы с инвазией этого вида необходим поиск средств и подходов, которые будут препятствовать не только семенному, но и вегетативному размножению растений. Широкое распространение *B. pinnatum* в условиях саратовского Поволжья лимитируется аридностью климата, поэтому вид не является угрозой для биологического разнообразия, в том числе и на заповедных территориях Национального Парка «Хвалынский».

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности по заданию №6.8789.2017/8.9.

Таблица 5. Количественные параметры генеративных структур растений *B. pinnatum*

Показатель	Значение
средняя степень дефектности пыльцы, %	15,45
средний диаметр пыльцы, мкм	28,42±1,35
среднее количество пыльцы в пыльнике	2081±363
соотношение Р/О	6243
соотношение Р/О с учетом СДП	5278

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Bobbink, R. Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands: a threat to a species-rich ecosystem / R. Bobbink, J.H. Willems // Biol. Conserv. 1987. № 40. P. 301-314.
2. Carey, M.P. Native invaders—challenges for science, management, policy, and society / M.P. Carey, B.L. Sanderson, K.A. Barnas, J.D. Olden // Front Ecol. Environ. 2012. № 10. P. 373-381.
3. Baba, W. Acclimatization of photosynthetic apparatus of tor grass (*Brachypodium pinnatum*) during expansion / W. Bqba, H. M. Kalaji, A. Kompala-Bqba, V. Goltsev // PLoS One. 2016. V. 11. №6. P. 1-27.
4. Baba, W. Genetic diversity of populations of *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.: expansive grass in a fragmented landscape / W. Baba, M. Kurowska, A. Kompala-Baba et al. // Polish Journal of Ecology. 2012. V. 60. №1. P. 31-40.
5. Hurst, A. The biotic and abiotic changes associated with *Brachypodium pinnatum* dominance in chalk grassland in south-east England / A. Hurst, E. John // Biological Conservation. 1999. V. 88. № 1. P. 75-84.
6. Farmer, A.M. Review of management options for the control of *Brachypodium pinnatum* in calcareous grassland in England / A.M. Farmer, D.A. Baxter // J. Pract. Ecol. Conserv. 1998. №2. P. 9-18.
7. Цвелев, Н.Н. Сем. Poaceae (Gramineae) – Злаки // Флора европейской части СССР. Т.1. – Л.: Наука, 1974. С. 117-368.
8. Антонова, В.И. Структура популяций некоторых редких растений Вологодской области / В.И. Антонова, А.В. Паланов // Поморье в Баренцевом регионе. Экономика, экология, культура. Матер. межд. конф. –

- Архангельск: Институт экол. проблем Севера УРО РАН, 2000. С. 22.
9. Еленевский, А.Г. Конспект флоры Саратовской области / А.Г. Еленевский, Ю.И. Буланый, В.И. Радыгина. – Саратов: изд-во Центр Наука, 2008. 232 с.
 10. Корчагин, А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т.5. – Л.: Наука, 1976. С. 7-320.
 11. Алексеев, В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51-57.
 12. Программа и методика биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1966. 334 с.
 13. Розанов, Б.Г. Морфология почв. – М.: Изд-во МГУ, 1983. 320 с.
 14. Классификация и диагностика почв СССР. – М.: Колос, 1977. 224 с.
 15. Розанов, Б.Г. Классификация почв. Почвоведение. Ч. 2. – М., 1988. С. 241-261.
 16. Зонн, С.В. О некоторых проблемах взаимодействия леса и почв // Биогеоценологические исследования степных лесов, их охрана и рациональное использование. – Днепропетровск, 1982. С. 3-21.
 17. Болдырев, В.А. Полевые исследования морфологических признаков почв / В.А. Болдырев, В.В. Пискунов. – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 2006. 60 с.
 18. Черепанов, С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
 19. Воронов, А.Г. Геоботаника. – М.: Высшая школа, 1963. 374 с.
 20. Работнов, Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с.
 21. Юдакова, О.И. Соотношение количества пыльцы и семязачатков у дикорастущих злаков с разным способом репродукции / О.И. Юдакова, Э.И. Кайбелева // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. Выпуск 13. 2015. С. 148-154.
 22. Юдакова, О.И. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений: учеб.-метод. пособие для студентов биол. фак. / О.И. Юдакова, О.И. Гуторова, Ю.А. Беляченко. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 44 с.
 23. Brink, D.J. Habitat specialization through germination cueing: a comparative study of herbs from forests and open habitats / D.J. Brink, H.P. Hendriksma, H.H. Bruun // Annals of botany. 2013. № 111 (2). P. 283-292.
 24. Hurst, A. The effectiveness of glyphosate for controlling *Brachypodium pinnatum* in chalk grassland / A. Hurst, E. John // Biol. Conserv. 1999. N.89. P. 261-265.

PECULIARITIES OF *BRACHYPODIUM PINNATUM* (L.) BREAUV. REPRODUCTION IN THE CONDITIONS OF SARATOV OBLAST

© 2017 E.I. Kaybeleva, E.A. Arkhipova, A.M. Komissarova, O.I. Yudakova

The article presents the results of the study of the reproductive peculiarities in *Brachypodium pinnatum* (L.) Breauv. The data on the growth of the plant in a various forest vegetation communities in the national park «Khvalynsky» (Saratov region) are given. It is established that *B. pinnatum* is characterized a sexual mode of seed reproduction and obligatory allogamy. Its reproductive strategy is based on the combination of vegetative and seed reproduction. The effectiveness of seed reproduction depends both on the degree of plants illumination, and the degree of the habitat humidification.

Key words: *Brachypodium pinnatum* (L.) Breauv., national park «Khvalynskiy», embryo sac, forest vegetation community

Elmira Kaybeleva, Post-graduate Student. E-mail:

elmira-kaybeleva@mail.ru

Ekaterina Arkhipova, Candidate of Biology,

Associate Professor at the Department of Botany and

Ecology. E-mail: arhipovaea@mail.ru

Alina Komissarova, Student

Olga Yudakova, Doctor of Biology, Head of the

Genetics Department. E-mail: yudakovai@info.sgu.ru