

ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ОСОБЕЙ И ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПОДОРОЖНИКА ЛАНЦЕТОЛИСТНОГО (*PLANTAGO LANCEOLATA* L.)

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 07-04-00952.

Описана виталитетно-онтогенетическая структура *P. lanceolata* L. в 9 местообитаниях. Результаты проведенных исследований показали, что на развитие особей *P. lanceolata* влияют как эколого-фитоценотические, так и антропогенные факторы (выпас, сенокосение и пр.), которые определяют соотношение особей разной жизненности в ценопопуляции.

Ключевые слова: *P. lanceolata*, жизненность, ценопопуляция.

Морфологическая неоднородность особей растений сопряжена с комплексом их биологических свойств и особенностей. «В различиях морфоструктур находят внешнее выражение неравноценность ростовых и продукционных процессов, эффективности использования ресурсов местообитания, устойчивости к различным стрессовым воздействиям, т.е. в комплексе свойств, которые можно рассматривать как *жизненное состояние особи*» [1]. Характеристику жизненного состояния особей растений, выполненную с опорой на морфологические параметры, оценивающие рост и продукцию растений, Ю.А. Злобин предложил называть *виталитетом* [2]. Понятие «*жизненность ценопопуляции*», по мнению Л.И. Воронцовой [3], можно определять как свойство ценопопуляций (ЦП), проявляющееся в степени устойчивости и продуктивности. В понимании Г.Г. Жилиева *жизненность* – это «...изначальная, неизменная и необратимая разнокачественность особей, отражающая их биологические свойства и перспективы (потенции) развития, а *жизненное состояние* – мера реализации жизненности в конкретных условиях, выраженной в частично обратимых количественных показателях» [4].

Жизненное состояние особи меняется в процессе ее онтогенеза. Растения одного и того же онтогенетического состояния имеют разную степень развития тех или иных органов. В связи с этим мощно развитые особи по сравнению со слабо развитыми и угнетенными могут проходить свой жизненный цикл, оставаясь при этом хорошо развитыми. На развитие организма влияют как эколого-фитоценотические [4–5], так и антропогенные факторы – выпас, сенокосение, внесение удобрений [6–10]. Это необходимо учитывать при изучении лекарственных растений.

Цель настоящего исследования – изучить виталитетно-онтогенетическую структуру особей и ценопопуляций подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.).

Методика

Для проведения исследований на территории Медведевского района Республики Марий Эл было выбрано 9 природных местообитаний *P. lanceolata*, в каждом из них изучалось по одной ЦП:

1. Луговой фитоценоз, расположенный около лесопарка «Дубовая роща». Ассоциация: *Poa compressa* + *Trifolium repens* + *Achillea millifolium*. Общее покрытие – 96%.

2. Луговой фитоценоз, расположенный в пойме р. Ошла. Ассоциация: *Poa pratensis* + *Carum carvi* + *Plantago lanceolata*. Общее покрытие – 85%.

3. Экотонное сообщество в окрестностях ст. Пемба. Ассоциация: *Agrostis tenuis* + *Plantago lanceolata* + *Achillea millifolium*. Общее покрытие – 70%.

4. Опушечное сообщество, расположенное в лесопарке «Сосновая роща». Ассоциация: *Phleum pratense* + *Plantago major* + *Trifolium repens*. Общее покрытие – 67,5%.

5. Склон железнодорожной насыпи недалеко от ст. Пемба. Ассоциация: *Zerna inermis* + *Trifolium pratense* + *Plantago lanceolata*. Общее покрытие – 56%.

6. Луговой фитоценоз, расположенный в окрестностях д. Пемба. Ассоциация: *Festuca pratensis* + *Trifolium pratense* + *Alchemilla vulgaris*. Общее покрытие – 67,5%.

7. Склон оврага, расположенный в окрестностях д. Пемба. Ассоциация: *Calamagrostis epigeios* + *Plantago lanceolata* + *Humulus lupulus*. Общее покрытие – 65%.

8. Луговой фитоценоз, расположенный в окрестностях г. Йошкар-Олы. Ассоциация: *Festuca pratensis* + *Plantago lanceolata* + *Trifolium repens*. Общее покрытие – 65%.

9. Луговой фитоценоз, расположенный в лесопарке «Сосновая роща». Ассоциация: *Festuca pratensis* + *Trifolium pratense* + *Centaurea jacea*. Общее покрытие – 95%.

В изученных фитоценозах были сделаны стандартные геоботанические описания с применением шкалы Браун-Бланке. Полученные геоботанические описания фитоценозов обработаны с помощью программы «Ecoscale» по экологическим шкалам Л.Г. Раменского с соавт. [11].

Мощность ЦП во многом определяется жизненным состоянием особей. При создании шкал жизненности для особей *P. lanceolata* учитывали наиболее существенные количественные признаки: высоту растения, число и размер листьев, число вегетативных и генеративных побегов, длину генеративного побега и соцветия, биомассу надземной и подземной частей. Для данного вида мы разработали 3-балльную шкалу жизненности. Особям, имеющим наименьшие показатели выбранных параметров, присваивали балл I, растениям средней мощности – балл II, а хорошо развитым – балл III.

Жизненность особей и ЦП определяли по классическим методикам [1, 7]. Были рассчитаны следующие показатели жизненности:

1. Средний балл жизненности особей по периодам.

2. Средний балл жизненности особей в ЦП:

$$F = \sum \text{баллов} / \text{число особей.}$$

3. Показатель жизненности ЦП:

$$P = P_{\text{пр}} + P_{\text{г}} + P_{\text{пг}},$$

где $P_{\text{пр}}$ – показатель жизненности особей прегенеративного периода; $P_{\text{г}}$ – показатель жизненности особей генеративного периода; $P_{\text{пг}}$ – показатель жизненности особей постгенеративного периода.

4. Относительный показатель жизненности ЦП:

$$P_{\text{отн}} = P / P_{\text{max}},$$

где P_{max} – максимально возможная жизненность (сумма произведений максимальных баллов жизненности особей каждого периода на среднее число особей этого периода на площадке). Построены виталитетно-онтогенетические спектры, демонстрирующие процентное соотношение особей, находящихся на разных этапах онтогенеза и разной жизненности в ЦП [2].

Результаты исследования и их обсуждение

Оценки экотопов по экологическим шкалам Л.Г. Раменского с соавторами [11] показали, что увлажнение почв в исследуемых ценозах соответствовало луговостепному (влажностепному), сухолуговому (свежелуговому) и влажнолуговому (50,0–65,25 балла). Почвы характеризовались как небогатые и богатые (8,0–14,5 балла). Участки испытывали умеренное влияние выпаса, сенокосную стадию (2,0–4,75 балла). По шкале переменности увлажнения местообитания *P. lanceolata* имели влажно обеспеченное и умеренно переменное увлажнение (5,0–10,25 балла).

Разделение особей по уровням жизненности – одно из проявлений морфологической неоднородности ЦП. Морфогенез растений интегрирует уровень метаболических процессов и через морфологический статус вегетативных и генеративных органов информативно характеризует жизнеспособность особей. В настоящее время большинство исследователей считают основными признаками жизненности ЦП следующие: онтогенетический спектр ЦП, темпы развития особей в ЦП, численность, мощность взрослых особей и продуктивность ЦП.

Результаты исследований онтогенетической структуры *P. lanceolata* показали, что все ценопопуляции *P. lanceolata* являлись нормальными: ЦП 3, 6, 7 были полночленными, а остальные – неполночленными. По классификации нормальных ценопопуляций А.А. Уранова и О.В. Смирновой [12] ЦП 3, 6–8 охарактеризованы как молодые (доминировали растения виргинильной и молодой генеративной групп). Ценопопуляции *P. lanceolata* (ЦП 1, 4, 9) были зрелыми, т.к. максимум в спектре приходился на средневозрастные генеративные растения, а ЦП 2 и 5 – стареющими (в онтогенетическом спектре преобладали старые генеративные и субсенильные особи). Отсутствующими группами в ценопопуляциях *P. lanceolata* были представлены растения ювенильных, имматурных и сенильных онтогенетических состояний (см. рис. 1).

Более 60% особей *P. lanceolata* в ЦП 1, 2 и 4 имели низкую жизненность. Преобладание особей *P. lanceolata* низкой жизненности можно объяснить негативным влиянием выпаса крупного рогатого скота (ЦП 1), сильной рекреационной нагрузкой, в частности, вытаптыванием (ЦП 4) и с условиями экотопа – низкой освещенностью, задержанием и избыточным увлажнением (ЦП 2). Количество особей *P. lanceolata* с баллом жизненности II варьировало от 30% (ЦП 1) до 35,3% и 35,6% в ЦП 2 и ЦП 4 соответственно. Хорошо развитые особи *P. lanceolata* высокой жизненности были отмечены лишь среди средневозрастных генеративных растений, их доля составляла всего 6,4%. Участок использовался для выпаса крупного рогатого скота. Луг

располагается в пойме р. М. Кокшага, степень увлажнения здесь была выше, чем в других местообитаниях.

В пяти ценопопуляциях (ЦП 3, 5–8) доминировали особи с баллом жизненности II. В ЦП 3 *P. lanceolata*, произрастающей в экотонном сообществе (ст. Пемба) их доля составляла 58%, а остальные 42% приходились на растения с баллом жизненности I. На склоне железнодорожной насыпи (ЦП 5) и склоне оврага (ЦП 7) особи *P. lanceolata* с низким баллом жизненности были отмечены среди растений ювенильной (3,9%), виргинильной 6,5%, старой генеративной (10,6%) и субсенильной групп (2,5%). Доля участия особей с баллом жизненности II составляла 80,4% (ЦП 5) и 77,7% (ЦП 7). В ЦП 5 все молодые и средневозрастные генеративные растения *P. lanceolata*, а в ЦП 7 имматурные и особи постгенеративного периода имели балл жизненности II. Средний балл жизненности особи в ЦП 5 составлял 1,96, а относительный показатель жизненности ЦП также имел высокое значение ($P_{\text{отн}} = 0,74$) (см. таблицу).

Особого внимания заслуживает ЦП 7 *P. lanceolata*, произрастающая в условиях склона. Подорожник ланцетолистный является очень варибельным видом. Ранее нами было показано, что высокая пластичность подземных органов у особей *P. lanceolata* в разных экологических условиях, в зависимости от механического состава почвы, приводит к крайним проявлениям морфологической поливариантности – вплоть до изменения жизненной формы [13, 14]. Однако смена габитуса у *P. lanceolata* в ряде случаев приводит и к смене биоморф. Мы придерживаемся взглядов ряда исследователей [15, 16], которые рассматривают биоморфу как более широкое понятие, чем жизненную форму, подчеркивая ее фитоценологическую сторону. Хотя большинство исследователей термин «жизненная форма» и «биоморфа» часто используют как синонимы, целесообразно разделять эти понятия. В ЦП 7 особи *P. lanceolata* имели моноцентрические, неявно- и явнополицентрические биоморфы, которые были представлены короткокорневищно-стержнекорневыми однорозеточными, короткокорневищно-стержнекорневыми многорозеточными и корнеотпрысковыми жизненными формами. Среди растений виргинильной онтогенетической группы и особей генеративного периода были растения с высоким баллом жизненности, поэтому показатели жизненности имели высокие значения. Так, средний балл жизненности особи в этой ЦП составлял 2,06, а относительный показатель жизненности был равен 0,69 (таблица).

На лугу в окрестностях д. Пемба в ЦП 6 присутствовали особи всех уровней жизненности, максимум составляли особи с баллом жизненности II (53%). Среди особей прегенеративного (j и v) и постгенеративного (ss и s) периодов были отмечены особи только I и II уровней жизненности. У имматурных и всех особей генеративного периода встречались особи 3 уровней жизненности. Средний балл жизненности особи и значение относительного показателя жизненности этой ЦП составляли 1,99 и 0,71 соответственно. Присутствие в данной ЦП особей разных уровней жизненности, очевидно, связано с отсутствием вытаптывания. Это подтверждается литературными данными, из которых известно, что *P. lanceolata* наиболее чувствителен к механическому давлению, чем *P. media* и *P. major* [17].

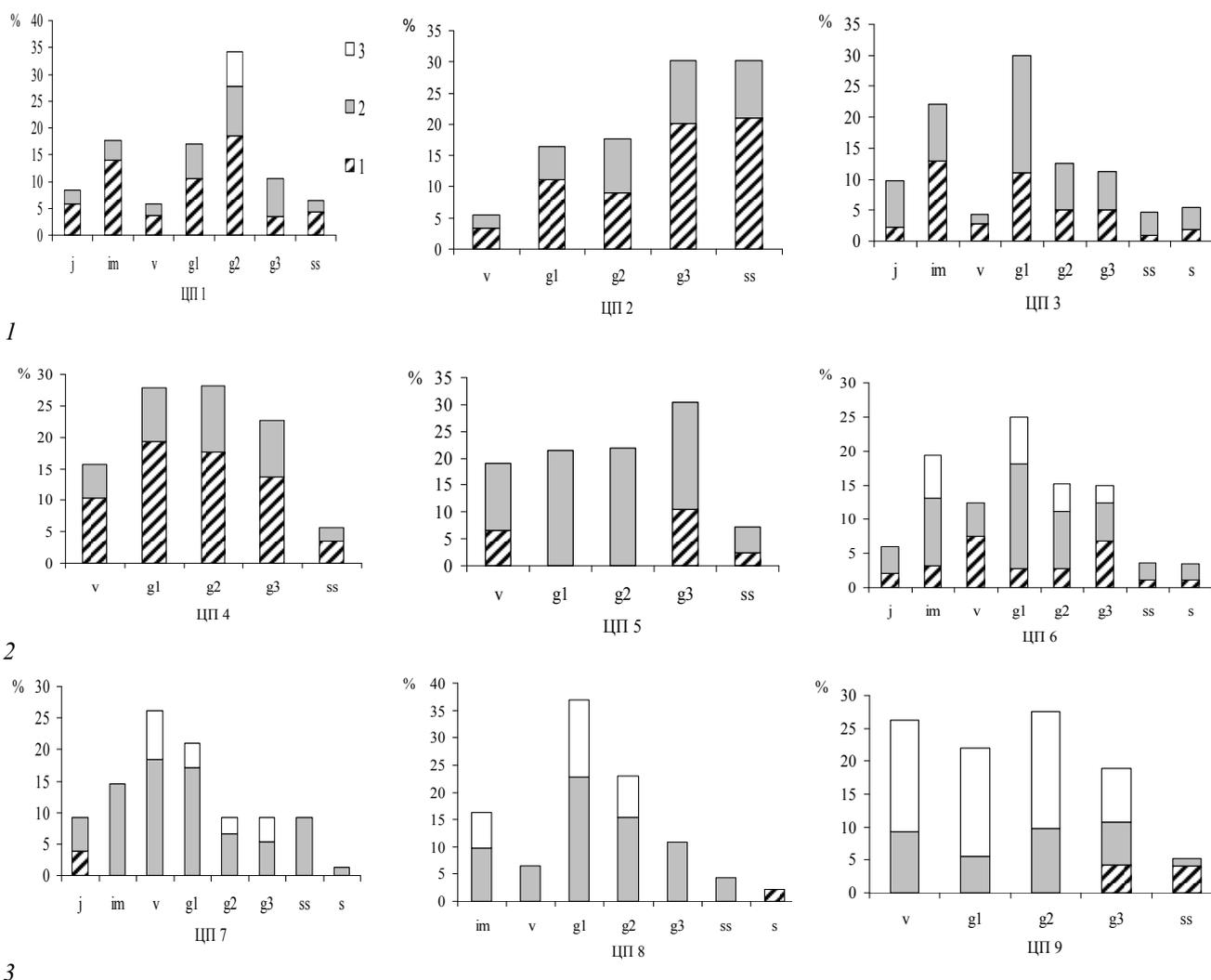


Рис. 1. Виталитетно-онтогенетические спектры *Plantago lanceolata* L.:

I – жизнённость особей с баллом I; 2 – жизнённость особей с баллом II; 3 – жизнённость особей с баллом III. По оси абсцисс – онтогенетические группы; по оси ординат – доля особей разного жизнённого состояния, %

Характеристика жизнённости *P. lanceolata*

№ ассоциаций	Показатель жизнённости онтогенетических групп по периодам			Показатель жизнённости ценопопуляции ЦП*		
	Прегенеративный	Генеративный	Постгенеративный	Σ	P_{\max}	$P_{\text{отн}}$
1	1,56	1,35	1,55	29,09	59,31	0,49
2	1,45	1,37	1,52	23,86	52,5	0,52
3	1,42	1,66	1,92	52,15	64,92	0,8
4	2,0	1,54	1,52	22,02	41,2	0,56
5	1,73	1,94	2,21	14,79	22,52	0,74
6	2,02	2,05	1,86	49,47	69,61	0,71
7	1,87	2,15	2,54	19,12	27,48	0,69
8	2,28	2,58	2,0	34,92	40,86	0,85
9	2,72	2,62	2,83	34,47	39,0	0,94

* P_{\max} – максимально возможная жизнённость, $P_{\text{отн}}$ – относительный показатель жизнённости ценопопуляций.

Большинство особей (69,6%) в ЦП 8 имели жизнённость с баллом II, а все особи сенильного состояния (2,2%) – низкую жизнённость. Виргинильные, старые генеративные и субсенильные растения *P. lanceolata* были с баллом жизнённости II, а среди имматурных, молодых и средневозрастных генеративных растений *P. lanceolata* присутствовали как растения с баллом жизнённости II, так и с баллом I. Так, высокое значение среднего балла жизнённости особи в этой ЦП ($F = 2,3$)

не могло не отразиться и на относительном показателе жизнённости всей ЦП, его значение достигло 0,85. Высокая доля особей средней и высокой жизнённости (97,8%) в значительной мере определяет жизнеспособность ЦП *P. lanceolata*.

В луговом фитоценозе, расположенном в лесопарке «Сосновая роща», изучали ЦП 9. В качестве пастбища или сенокосения луг не использовался. Это, безусловно, сказывалось на развитии растений. Ценопопуляция

P. lanceolata была нормальной неполночленной (отсутствовали особи ювенильной и сенильной групп). Здесь большинство виргинильных, молодых, средневозрастных и старых генеративных особей имели высокий балл жизнестойкости (59,4%), на долю особей с баллом жизнестойкости II приходилось 32,2%. Всего 8,4% старых генеративных и субсенильных особей имели низкую жизнестойкость, поэтому в этой ЦП особи *P. lanceolata* имели самые высокие показатели среднего балла жизнестойкости особи ($F = 2,54$) и относительного показателя жизнестойкости ЦП ($P_{\text{отн}} = 0,94$).

В заключение можно отметить, что в пределах одного или разных ценозов особи *P. lanceolata* одного и того же

онтогенетического состояния различались морфологически и по соотношению вегетативной и генеративной сфер. Исследуемые ЦП *P. lanceolata* характеризовались сравнительно низкой жизнестойкостью, т.к. средний балл их жизнестойкости варьировал от 1,43 (ЦП 1) до 2,54 (ЦП 9), а суммарная жизнестойкость всех особей в каждой изученной ЦП варьировала от 14,79 (ЦП 5) до 52,15 (ЦП 3) (см. таблицу). В то же время значение относительного показателя их жизнестойкости в большинстве случаев было меньше или близко к единице (от 0,49 – ЦП 1, до 0,94 – ЦП 9). Жизнестойкость ценопопуляций *P. lanceolata* и дальнейшее их развитие определяются соотношением особей разной жизнестойкости и высокой пластичностью этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Казанский университет, 1989. 145 с.
2. Злобин Ю.А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток: АН СССР. ДВНЦ, 1984. 60 с.
3. Воронцова Л.И., Гатищук Л.Е., Ермакова И.М. Жизнестойкость особей в ценопопуляциях // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 44–61.
4. Жилев Г.Г. Жизнестойкость популяций растений. Львов: Институт экологии Карпат, 2005. 304 с.
5. Шорина Н.И. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 70–99.
6. Снаговская М.С. Возрастные состояния желтой люцерны // Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина (химия, ботаника, зоология, гистология). М., 1965. № 212. С. 46–57.
7. Воронцова Л.И. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 132–145.
8. Жукова Л.А., Ермакова И.М. Изменение возрастного состава луговика дернистого на пойменных и материковых лугах Московской области // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 114–131.
9. Кожеевникова Н.Д., Трулевич Н.В. Сухие степи внутреннего Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1971. 211 с.
10. Ермакова И.М. Жизнестойкость ценопопуляций и методы ее определения // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 92–105.
11. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский, И.А. Цаценкин, О.Н. Чижиков, Н.А. Антипин. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
12. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 119–134.
13. Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. (*Plantaginaceae* L.) // Ботанический журнал. 1999. Т. 86, № 12. С. 80–86.
14. Османова Г.О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. / Мар. гос. университет. Йошкар-Ола, 2007. 184 с.
15. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. 14–43 с.
16. Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–232.
17. Blom C.W.P.M., Husson L.M.F., Westhoff V. Effects of trampling and soil compaction on the occurrence of some *Plantago* species in coastal sand dunes. IV a. The vegetation of two dune grasslands in relation to physical soil factors // Proc K. Ned Akad Wet, Ser C, Biol Med Sci. 1979. Vol. 82. P. 245–273.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 18 ноября 2008 г.