

На правах **Ю**нописи

15 МАЙ 2000

ОСМАНОВА Гюльнара Орудж кзы

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
Plantago lanceolata L.
В РЕСПУБЛИКЕ МАРИЙ ЭЛ

03.00.05 - ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ВОРОНЕЖ - 2000

Работа выполнена кафедре ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета

Научные руководители:

доктор биологических наук, профессор Л.А.ЖУКОВА

доктор биологических наук, профессор Н.В.ГЛОТОВ

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор А.В.НИКУЛИН

кандидат биологических наук Л.Н.СКОЛЬЗНЕВА

Ведущая организация:

Пушчинский государственный университет

Защита состоится 27 апреля 2000 г. в 13⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 036.48.13 в Воронежском государственном университете по адресу: 394693, Воронеж Университетская площадь, д. 1, ВГУ, биолого-почвенный факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Воронежского государственного университета.

Автореферат разослан «25» марта..... 2000 г.

Учёный секретарь

диссертационного совета

кандидат биологических наук



Г.И.Барабаш

E 592.72 Рван 91
E 585.9 (20251-64), 10

АКТУАЛЬНОСТЬ ТЕМЫ. Среди видов растений популяционными исследованиями достаточно широко охвачены виды рода *Plantago*, прежде всего, подорожник большой (*P. major* L.) и подорожник ланцетолистный (*P. lanceolata* L.). Эти исследования, начатые еще в 20-30-е годы (Stebbins, 1960), нашли свое продолжение в США (Antonovics, Primak, 1982). В течение последних 30 лет интенсивно развивается разносторонняя программа голландских исследователей, включающая изучение этого рода с позиций морфологии, физиологии и биохимии растений; таксономии и внутривидовой изменчивости признаков; генетики популяций; фитоценологии (Plantago, 1992, Van der Aart, 1985). Однако слабо разработанным в этой программе остается единственный популяционно-онтогенетический аспект.

В настоящее время популяционные исследования охватывают не только разные систематические группы растений, но и виды, относящиеся к разным жизненным формам. Среди них многолетние розеточные растения - одна из наименее изученных жизненных форм, отличающаяся большим своеобразием структуры ценопопуляций (ЦП). Виды рода *Plantago* - наиболее характерные представители этой жизненной формы, достаточно широко представлены в природе и играют специфическую роль в различных растительных сообществах. К тому же виды этого рода имеют важное лекарственное значение.

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ. Цель исследования - изучить структуру и динамику ценопопуляций *P. lanceolata* в Республике Марий Эл.

Конкретные задачи исследования:

1) изучить морфо-биологические особенности вегетативных и генеративных органов и охарактеризовать разнообразие жизненных форм *P. lanceolata*;

2) выявить особенности онтогенеза растений в разных местообитаниях;

3) изучить динамическую поливариантность неполного онтогенеза рамет *P. lanceolata*;

4) провести анализ некоторых аспектов методики демографических исследований и разнообразия демографических параметров ценопопуляций *P. lanceolata*;

5) изучить возрастную структуру ценопопуляций *P.lanceolata*.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА РАБОТЫ. Впервые проведено эколого-популяционное исследование *P.lanceolata*; дана экологическая характеристика местообитаний *P.lanceolata* по 4 экологическим шкалам Л.Г.Раменского; расширено представление о биоморфологии вида, морфологической пластичности его подземных органов, выявлены адаптационные возможности вида в нетипичных местообитаниях; предложен адаптационно-морфологический ряд *P.lanceolata*, включающий четыре биоморфы: короткокорневищную однорозеточную, короткокорневищную многорозеточную, короткокорневищно-стержнекорневую и корнеотпрысковую; впервые описан их полный онтогенез; составлены ключи и диагнозы для определения онтогенетических состояний; впервые у особей данного вида изучены темпы развития рамет и выявлено разнообразие путей онтогенеза; дана характеристика возрастной структуры природных ценопопуляций *P.lanceolata* в экологически различающихся местообитаниях.

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ПРАКТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ РАБОТЫ. Результаты исследования представляют интерес для теоретической морфологии высших растений в плане оценки эволюционных отношений между растениями разных биоморф. Они дополняют представление о биологических и морфологических особенностях растений розеточной жизненной формы; полезны для понимания механизмов адаптации растений к нетипичным условиям местообитания и могут быть использованы для оценки внутривидового биоразнообразия, при проведении заготовок лекарственного сырья. Полученные материалы можно использовать при составлении справочников, учебных пособий, а также в вузовских курсах морфологии и систематики растений, общей и популяционной экологии, популяционной ботанике, по экологической анатомии и морфологии растений, при проведении учебно-полевых практик студентов по ботанике, фитоценологии, экологии.

АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ. Результаты исследований представлены на заседаниях кафедры ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета; Международном научно-практическом совещании "Новые методы исследо-

вания природных популяций” (Москва, 1995); Международной научной конференции памяти профессора А.А.Уранова (Кострома, 1996); II Республиканской научной конференции молодых ученых и специалистов (Казань, 1996); I Всероссийской конференции по ботаническому ресурсоведению, БИН РАН (Санкт-Петербург, 1997); VIII Теоретической школе по экологической морфологии растений (Пушино, 1997); I, II, III Всероссийских популяционных семинарах (Йошкар-Ола, 1997, 1998, 2000), III Вавиловских чтениях (Йошкар-Ола, 1999), VI Молодёжной научной конференции (Сыктывкар, 1999), VI Международной конференции по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 1999).

ПУБЛИКАЦИИ. По теме диссертации опубликовано 9 работ.

СТРУКТУРА ДИССЕРТАЦИИ. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка использованной литературы и приложения. Работа изложена на 219 страницах машинописного текста. Содержит 47 рисунков, 21 таблицы, приложение 28 стр. Список использованных источников содержит 238 отечественных и 39 иностранных работ.

Диссертация выполнялась при поддержке грантов РФФИ (№ 95-04-12453а), (№ 98-04-49294); Государственного комитета РФ по высшему образованию (№ 4-70); Конкурса грантов в области фундаментального естествознания; НП “Университеты России - фундаментальные исследования” (№ 7-1645), а также гранта Международной соросовской программы образования в области точных наук ISSEP (а98-1205).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В разделе 1.1. на основании литературных данных кратко охарактеризованы физико-географические условия районов исследования в Республике Марий Эл: географическое положение, рельеф, климат, почвы, растительность.

Объект исследования подробно рассматривается в разделе 1.2 главы. По литературным источникам описаны ареал и распро-

странение видов рода *Plantago*, приводятся особенности морфологии вегетативных и генеративных органов в различных местообитаниях. На основе собственных наблюдений описано поведение особей *P.lanceolata* в нетипичных условиях.

Раздел 1.3. Методы исследования.

Материал для выполнения диссертационной работы был собран на территории Республики Марий Эл в течение 1994 - 1998 г.г. При описании онтогенеза *P.lanceolata* стержнекорневой-короткокорневищной и корнеотпрысковой биоморф использовали периодизацию, предложенную Т.А.Работнова (1950) и А.А.Уранова (1975), а также диагнозы и ключи онтогенетических состояний *P.lanceolata*, предложенные ранее для короткокорневищной моноцентрической однорозеточной биоморфы (Жукова, Османова, 1997). Согласно представлениям Т.И.Серебряковой (1972), Л.Е.Гатцук (1974, 1984), выделяли фазы морфогенеза.

Изучение корневых систем проводили с использованием метода полной раскопки (Шалыт, 1960) и применением бинокулярной лупы. При морфологическом анализе подземных органов особое внимание уделяли способности корней к образованию придаточных почек, их числу и расположению на разных типах корней, а также отмечали наличие: главного корня и его длину; боковых корней и порядок ветвления; число и длину придаточных корней; отмечали направление роста корней (расположение корней в пределах растения). Анализ корней и корневых систем сопровождали рисунками и фотографиями.

Был проведен сравнительно-морфологический анализ свежесобранного и гербарного материала, всего проанализировано 4208 растений *P.lanceolata*. У растений разных онтогенетических состояний (im, v, g₁, g₂, g₃, ss, s), отмечали наличие и отсутствие главного корня, многорозеточности, сочетания или отсутствия этих признаков, частоту их встречаемости. Полученные таблицы сопряженности анализировали с помощью критерия χ^2 (Закс, 1976).

Для выявления особенностей развития рамет побегового происхождения, в популяции Дубовая роща, были выкопаны многорозеточные растения *P.lanceolata* виргинильного (v), молодого (g₁), зрелого (g₂) и старого генеративного (g₃) и субсенильного (ss) онтогенетических состояний. Исходные особи *P.lanceolata* были

описаны морфологически, после чего материнские растения были расклонированы. Полученные клонисты (всего 190) были высажены на грядку. В течение полевого сезона проводились учёты онтогенетических состояний маркированных рамет.

Изучение неполного онтогенеза рамет корневого происхождения у корнеотпрысковой биоморфы было проведено в начале июня 1998 г. Было посажено 50 растений *P.lanceolata* с отмершими надземными побегами. У каждого растения перед посадкой отмечали тип корневой системы, число придаточных почек и их расположение на разных типах корней, число отмерших розеточных побегов, затем подземные органы зарисовывали. В течение вегетационного сезона вели наблюдения за темпами развития корневых отпрысков (рамет) с учётом вновь появившихся корневых отпрысков, отмечая их онтогенетические состояния.

На протяжении ряда лет (1994-1998 г.г.) исследовалось 10 ценопопуляций в различных фитоценозах Медведевского и Волжского районов Республики Марий Эл. Материал был собран по общепринятой в популяционных исследованиях методике (Ценопопуляции растений, 1976; Изучение структуры ..., 1986).

Для изучения демографической структуры ценопопуляций сбор материала проводили близ г. Йошкар-Олы на сенокосном лугу пастбищного использования близ Дубовой рощи (1997 г.) и на сенокосном лугу в Сосновой роще (1998 г.). На каждой площадке было проведено геоботаническое описание с определением флористического состава и проективного покрытия ценопопуляции каждого вида. Полученные флористические списки обработали по шкалам Л.Г. Раменского (Раменский и др. 1956): шкале увлажнения почвы, активного богатства и засоленности почвы, пастбищной дигрессии и переменности увлажнения, с использованием программного комплекса ECOSCALE (Комаров и др., 1991).

Для оценки общепринятой методики сбора и анализа материала (Изучение структуры ..., 1986) учетные площадки были заложены двумя способами: регулярным и случайным.

С целью характеристики местообитания *P.lanceolata*, на основе флористического списка каждой площадки были составлены единые флористические списки ЦП видов сопутствующих и не сопутствующих *P.lanceolata*. Все растения распределили по жизненным формам (Серебряков, 1952) и экологическим группам по

отношению к водному фактору. Кроме того, на каждой площадке выкапывали и подсчитывали число растений *P.lanceolata*, определяли их онтогенетическое состояние, строили возрастные спектры. Рассчитывалась плотность, индекс возрастности (Уранов, 1975), индексы старения (Глотов, 1998) и восстановления (Жукова, 1995), скорость развития ценопопуляции (Жукова, 1995). Кроме того, рассчитывались новые показатели: средняя эффективность популяции (ω) как энергетическая нагрузка на среду, вызываемая “средним” растением (в долях от эффективности растений g_2 этой популяции и эффективная плотность (M_e) (Животовский, 2000).

Тип ценопопуляций определяли, используя классификации Т.А.Работнова (1950), Л.А.Жуковой (1967, 1968), А.А.Уранова и О.В.Смирновой (1969), основанные на критерии абсолютного максимума, а также применялась новая классификация Л.А.Животовского (2000), основанная на совместном использовании индекса возрастности (Δ) А.А.Уранова (1975) и средней эффективности (ω). Нахождение интервальных оценок проводили с помощью бутстреп-метода, при этом для оценки плотности ценопопуляции использовали преобразование $\ln(n+1)$, для оценки Δ , I_1 и I_2 - преобразование $\arcsin\sqrt{\%}$ (Глотов, 1998).

Сравнение популяционных параметров в разные годы в пределах ценопопуляции *P.lanceolata* проводили с помощью t-критерия Стьюдента с поправкой Шидака на множественные сравнения (Rohlf, Sokal, 1995). Для выявления связи между плотностью и условиями экотопа был рассчитан ранговый коэффициент корреляции Спирмена (Закс, 1976).

2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ *P. lanceolata*

С начала XIX в. до настоящего времени исследование жизненных форм у растений проводилось, главным образом, в трёх основных направлениях: 1) изучение многообразия жизненных форм и их классификация; 2) изучение связи жизненной формы и окружающей среды; и 3) изучение филогенетических отношений отдельных групп жизненных форм (Серебряков, 1962).

В разделе 2.1. подробно рассматривается морфологическая изменчивость подземных органов *P.lanceolata*. Проведенный нами сравнительно-морфологический анализ подземных органов молодых генеративных растений *P.lanceolata* показал, что в различных эдафических условиях может резко изменяться морфоструктура побегов, вследствие разной реакции на сложившуюся экологическую ситуацию. В результате данный вид может быть представлен как моноцентрической, неявнополицентрической, так и полицентрической биоморфами.

Особи данного вида чаще представлены моноцентрической короткокорневищно-кистекарневой, реже — короткокорневищно-стержнекарневой биоморфой. Кроме того, описаны неявнополицентрическая короткокорневищно-многорозеточная и полицентрическая корнеотпрысковая биоморфы. Частота встречаемости разных биоморф приведена в таблице 1.

Таблица 1

Частота встречаемости молодых генеративных растений разных биоморф в ценопопуляциях *P.lanceolata*, %

№ ЦП	Моноцентрическая биоморфа				Поли- центрическая Корнеотпрыс- сковая	Объем выборки
	стержне- карневая	коротко- корневищ- но-стержне- карневая	коротко- корневищ- ная	много- розеточная короткокар- невищная		
1	100.0					66
2	32.9	42.6	24.5			216
3	11.6	2.2	86.2			374
4	22.8	12.2	48.5	16.5		369
5	29.4				70.6	68
6	30.9				69.1	55

Высказанные ранее представления Л.И.Казакевича (1922) о древности стержнекарневых растений и описанное нами многообразие биоморф *P.lanceolata* позволяют построить адаптационно-морфологический ряд, наглядно показывающий связь разных типов жизненных форм с условиями среды (рис. 1). Случаи домини-

рующего развития главного корня на начальных этапах развития особей *P.lanceolata* и, тем более, его сохранение до завершения онтогенеза на песчаных субстратах, являются несомненно, повторением предковых признаков этого рода.

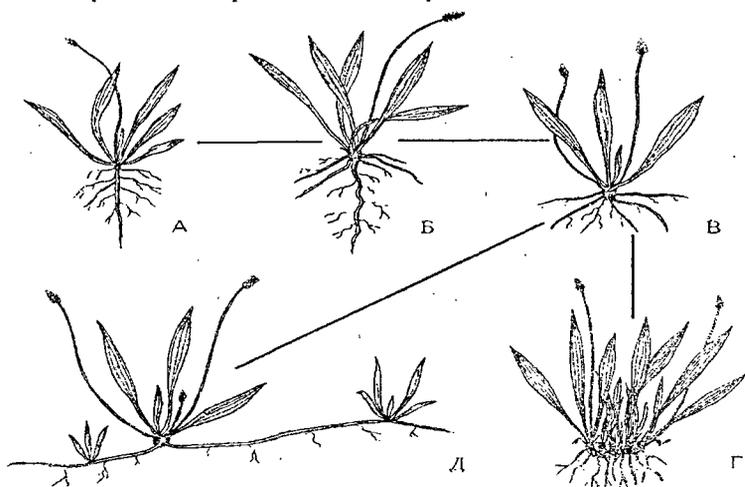


Рис.1. Адаптационно-морфологический ряд *P.lanceolata*, молодые генеративные растения: А - стержнекорневая биоморфа (на песчаном субстрате); Б - короткокорневищно-стержнекорневая (на щебне); В - короткокорневищно-кистекокорневая биоморфа (на уплотненно-задерненной почве); Г- многорозеточное короткокорневищное растение (на песчаном субстрате); Д- полицентрическая особь (на склоне).

Такая закономерность имеет исключительно важное адаптивное значение и свидетельствует о высокой вариабельности данного вида.

Особенности формирования явнополицентрической корнеотпрысковой биоморфы *P.lanceolata* рассматривается в разделе 2.2. Выявлена интересная закономерность в образовании придаточных почек и их расположении на разных типах корней. Оказалось, что при наличии хорошо развитого главного корня придаточные почки развиваются по всей длине корня, но основная масса сосредоточена в его базальной части, непосредственно в 5-10 см слое почвы. На песчаном откосе у особей *P.lanceolata* в зрелом

генеративном состоянии было отмечено образование почек, на корневище, а также на хорошо развитых придаточных корнях, в последствии формирующих явнополицентрическую систему корневых отпрысков. Если у особи *P.lanceolata* в зрелом генеративном состоянии среди нескольких сухих дочерних розеточных побегов сохранялся хотя бы один живой розеточный побег, то процесс заложения придаточных почек подавлялся. В посадках у старых генеративных растений этого вида часто формировалась только одна почка на горизонтально расположенном боковом корне первого порядка. Поэтому в посадках корнеотпрысковые особи *P.lanceolata* после партикуляции в большинстве случаев являются моноцентрическими ракетами.

Раздел 2.3. Вегетативное разрастание является одним из важных приспособлений к удержанию территории и активному распространению вида. Интенсивное побегообразование у *P.lanceolata* приводит к вегетативному разрастанию и формированию многорозеточной системы побегов. Результаты клонирования многорозеточных растений (v, g₁, g₂, g₃, ss) показали, что для их рамет отмечены следующие классы развития: нормальное, замедленное, ускоренное. Кроме того, возможна гибель рамет на начальных этапах онтогенеза или разная степень их омоложения. Это, в свою очередь, определяет разные пути онтогенеза и демографическую структуру ценопопуляций. Частота встречаемости того или иного класса развития у рамет разных онтогенетических состояний в представлена в таблице 2.

Таблица 2

Частота встречаемости классов развития у рамет *P.lanceolata* разных онтогенетических состояний, %

Классы развития	Онтогенетические состояния рамет			
	j	im	v	g ₁
Нормальное развитие	-	5,9	40,5	37,0
Замедленное развитие	13,0	-	10,8	41,3
Ускоренное развитие	87,0	94,1	48,6	23,7

В разделе 2.4. обсуждаются морфологические особенности генеративных органов у особей *P.lanceolata* при разных антропогенных воздействиях. В результате наших исследований в естественных местообитаниях и искусственных посадках на экспериментальном участке МарГУ были выявлены следующие тераты соцветий: появление дополнительных боковых ветвей, что приводит к формированию у особей данного вида сложного колоса вместо простого, изменение прицветников в ассимилирующие листья.

3. ОНТОГЕНЕЗ И ДИНАМИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ *P.lanceolata*

В разделе 3.1, 3.2, 3.3 рассмотрен онтогенез короткорневищной однорозеточной и многорозеточных биоморф, а также короткорневищно-стержнекорневой и корнеотпрысковой биоморф *P.lanceolata*. Основными признаками-маркёрами онтогенетических состояний являются наличие или отсутствие главного корня и корневища, число розеток, формирование явно- или неявнополицентрических систем. В ходе морфогенеза у особей *P.lanceolata* разных жизненных форм выявлены 3 фазы развития и 4 различные пути онтогенеза (рис. 2).

Раздел 3.4 посвящен изучению неполного онтогенеза рамет *P.lanceolata* корневого происхождения. Выявлены основные классы развития (нормальное, замедленное и ускоренное) и варианты путей онтогенеза рамет.

4. МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *P.lanceolata* И ОСОБЕННОСТИ ЕГО ЭКОТОПОВ

В разделе 4.1 приводится краткий обзор литературных данных, посвящённых влиянию микроусловий на структуру ценопопуляций растений.

В разделе 4.2 приводится эколого-фитоценотическая характеристика местообитаний *P.lanceolata* в Дубовой и Сосновой роще. С этой целью, в обеих изученных ценопопуляциях были выделены сопутствующие для *P.lanceolata* виды и виды, несопутствующие ему (табл.3).

Фазы морфогенеза первичный побег → первичный куст → рыхлый куст

p, j, im, v

v, g1, g2, g3, ss

g1, g2, g3

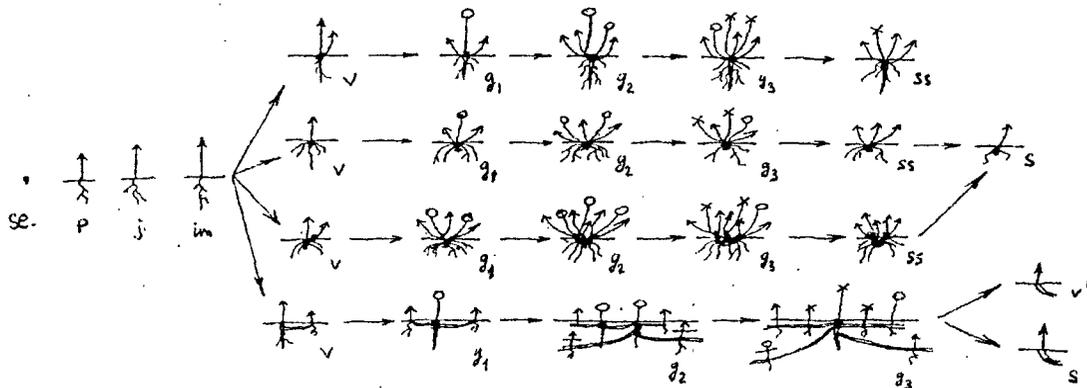


Рис. 2. Различные пути онтогенеза и фазы морфогенеза *P. lanceolata* :

- пути онтогенеза
- ⌘ отмершие части корней
- ↑ вегетативный розеточный побег
- ⌘ отмерший вегетативный побег
- ⌘ генеративный побег
- ⌘ живые корни размножения
- уровень почвы

Частота встречаемости эколого-ценотических групп среди сопутствующих и несопутствующих для *P. lanceolata* видов на суходольных лугах в Дубовой и Сосновой роще¹⁾

Эколого-ценотические группы *	Дубовая роща		Сосновая роща	
	А	Б	А	Б
Br	-	-	-	1
Nm	-	1	-	1
Pn	1	-	1	-
MDr	6	-	4	1
MFr	8	2	5	7
Nt	4	3	7	3
Wt	2	1	2	1
Rd	-	1	-	2

* - Укрупненные группы А.Ниценко (Заугольнова и др., 2000)

А – для сопутствующих видов; Б - для несопутствующих видов

1) Общее: $\chi^2 = 18,488$; $\nu=18$; $P>0,1$

Сравнение А и Б: $\chi^2=15,607$; $\nu=6$; $P<0,025$

Гетерогенность: $\chi^2=2,881$; $\nu=12$; $P>0,995$

Распределение этих видов по эколого-ценотическим группам показало, что среди сопутствующих *P. lanceolata* видов на сенокосном лугу в Дубовой и в Сосновой роще доминируют ЦП растений пойменных лугов (38,1% и 38,4%), второе место занимают ЦП растений суходольных лугов (28,6% и 30,8%), далее хотя и с разной частотой встречаются ЦП растений сухих боров, черноольшанников и водно-болотные растения.

Сравнение местообитаний 12 ЦП *P.lanceolata* по четырём экологическим шкалам показало, что ценопопуляции *P.lanceolata* приурочены к широкому диапазону водообеспечения от ступени полупустынных до влажнолугового по шкале увлажнения (табл. 4). По шкалам активного богатства почвы и засоленности в изученных местообитаниях *P.lanceolata* имеет тенденцию к более высокому почвенному богатству. Статистически значимых связей между экологическими факторами и плотностью природных ценопопуляций *P.lanceolata* не выявлено.

Экологическая характеристика ценопопуляций *P. lanceolata*

Экологическая шкала	Диапазон шкалы	«Экологический ареал» <i>P. lanceolata</i>		«Экологическое пространство» исследуемых ценопопуляций	
		Диапазон	% от диапазона шкалы	Диапазон	% от «экологического ареала»
FE	1,0-120,0	27,0-82,0	45,8	30,0-80,0* 56,5-73,1** 54,3-69,4***	90,9 30,2 27,4
VF	1,0-20,0	4,0-15,0	55,0	3,1-12,0* 7,1-11,4** 7,5-10,0***	80,9 39,1 22,7
NS	1,0-30,0	4,0-24,0	66,7	6,0-13,0* 9,5-13,0** 9,4-13,0***	35,0 17,5 18,0
PD	1,0-10,0	2-5	40,0	2,0-5,0* 2,5-4,5** 3,0-4,8***	100,0 50,0 45,0

* - диапазон «экологического пространства» в Дубовой роще;

** - диапазон «экологического пространства» в Сосновой роще;

*** - диапазон «экологического пространства» 10 природных ЦП в Медведевском и Волжском районах

Таким образом, можно заключить, что *P. lanceolata* является эврибионтным по шкале активного богатства почвы и засоленности, а по шкале увлажнения, переменности увлажнения и шкале пастбищной дигрессии он занимает промежуточное положение. Экологические пространства местообитаний обследованных в Республике Марий Эл ЦП *P. lanceolata* полностью укладываются в диапазоны экологического ареала этого вида по шкалам Л.Г.Раменского.

В разделе 4.3 обсуждаются результаты, полученные при использовании регулярного и случайного методов изучения структуры популяций. Сопоставление демографических параметров ЦП *P. lanceolata* разных выборок показало, что в Дубовой роще плотность статистически значимо отличается от

плотности при сборе разными исследователями при сплошном сборе ($P < 0,05-0,001$), причем имеет место занижение данного показателя, в то время как индекс возрастности, индекс восстановления и старения значимо не различаются. В Сосновой роще плотность растений при сборе исследователем А значимо отличается от плотности при сплошном сборе ($P < 0,05$). В данном случае имеет место завышение показателя. Значения остальных демографических показателей значимо не различаются. Следовательно, коэффициенты возрастности, индексы восстановления и старения ценопопуляций *P.lanceolata* адекватно отражают возрастную структуру популяции при общепринятом сборе материала, несмотря на значительные отличия в плотности ценопопуляций.

5. ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *P.lanceolata*

В нашей работе мы использовали три группы параметров: 1 – объединяет различные показатели плотности: плотность ЦП, эффективная плотность ЦП; 2 – показатели возрастной структуры: относительное участие возрастных групп, возрастность (Δ), скорость развития ЦП (V_{Δ}); 3 – показатели интенсивности самоподдержания: индексы восстановления и старения.

Раздел 5.1. В данном разделе обсуждаются результаты анализа динамики ЦП *P.lanceolata*. Сравнение значений популяционных параметров в разные года в пределах ценопопуляций показали, что относительно устойчивым параметром является плотность. Из 68 сравнений по плотности 10 природных ЦП *P.lanceolata* значимым является только одно ($P < 0,05$). Более лабильными параметрами являются индексы возрастности, восстановления и старения. Из 68 сравнений для индекса возрастности статистически значимо различаются 20, для индекса старения – 17, для индекса восстановления – 14. Эти показатели, отражающие течение демографических процессов во времени, могут вести себя по-разному. Наблюдаются годы, в которые данные показатели систематически не изменяются, в то же время зарегистрированы годы с несистематическими колебаниями параметров. Например, значение индекса возрастности на сенокосном лугу в Сосновой роще (ЦП 1) на протяжении пяти лет остаются стабильными, в то время как в ЦП 3

на суходольном лугу (ст. Яльчик) этот показатель несистематически изменяется. На опушке смешанного леса в окрестностях оз. Яльчик (ЦП 4) индекс возрастности сначала увеличивается (к 1995 году), а затем снижается (в 1997 году), однако, к 1998 г. вновь наблюдается некоторая тенденция к увеличению этого показателя. Сходным образом меняются и индексы восстановления и старения. Плотность ценопопуляции зависит от многих факторов и является величиной достаточно лабильной во времени. Для этих ценопопуляций характерен флуктуационный тип динамики. Такие колебания демографических параметров можно объяснить разнонаправленным воздействием комплекса абиотических, в том числе, антропогенного фактора.

Раздел 5.2. Впервые однонаправленное развитие сукцессивных ценопопуляций было описано Т.А.Работновым (1947, 1950 а, б). Им было выделено три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессивный, которые соответствуют их зарождению, полному расцвету и угасанию. Спустя 25 лет Л.П.Рысин, Т.Н.Казанцева (1975) и авторы коллективной монографии (Ценопопуляции растений, 1976) предложили классификацию инвазионных и регрессивных ценопопуляций. Первые классификации ценопопуляций описывали нормальные ценопопуляции без учёта возможных тенденций развития. Потом среди них были описаны три категории: молодые, зрелые, старые нормальные (Жукова, 1967 а, б; 1968), впоследствии А.А.Уранов, О.В.Смирнова (1969) выделили ещё одну категорию - стареющие. Критерием выделения служило доминирование определенной возрастной группы (g_1 , g_2 , g_3 , ss). Следовательно, принятая в популяционной биологии классификация нормальных ценопопуляций позволяет четко разграничить только ценопопуляции с одним максимумом. Однако нередко встречаются возрастные спектры с двумя и более максимумами. Поэтому, для сравнения нами была использована новая классификация ЦП Л.А.Животовского (2000).

Поскольку, каждая ценопопуляция характеризуется определенным возрастным составом, то и растения разных онтогенетических состояний осваивают среду обитания разными темпами, и, прежде всего, с разной энергетической эффективностью (ω_1).

Следовательно, важным демографическим показателем является и эффективная плотность популяции, рассчитываемая как эквивалентное число g_2 растений с той же нагрузкой на энергетические ресурсы среды, что и сама ценопопуляция (Животовский, 2000).

При описании динамики ЦП *P.lanceolata* нами проанализированы: возрастной состав, индекс возрастности, плотность (число особей на единицу площади) и эффективная плотность ценопопуляций *P.lanceolata*. Анализ динамики 10 природных ценопопуляций *P.lanceolata* в 1994-1998 годах показал, что плотность ценопопуляций (M) и эффективная плотность ценопопуляций (M_e), в большинстве случаев, возрастает, а затем наблюдается их тенденция к снижению. Особенности возрастной структуры ценопопуляций *P.lanceolata* (высокая плотность генеративной и постгенеративной фракции) определяют соотношение плотности и эффективной плотности. Так, например, для 4-х ценопопуляций *P.lanceolata* (ЦП 1, 3, 7, 10) эффективная плотность имеет одинаковое значение, а плотность ценопопуляций почти в 2-раза превышает её (табл. 5).

Таблица 5

Возрастные спектры ценопопуляций *P.lanceolata*

№ ЦП	Онтогенетические группы									Δ	ω	M	M_e
	p	j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s				
ЦП1	0	0	3	28	12	11	56	24	2	0,56	0,64	13,6	8,70
ЦП3	13	67	53	28	47	11	15	2	0	0,16	0,37	23,6	8,70
ЦП4 1994	0	48	59	30	47	20	36	26	14	0,33	0,45	28,0	12,6 0
ЦП4 1996	40	12 2	59	43	6	0	42	42	43	0,3	0,26	41,7	10,8 4
ЦП7	71	48	54	23	45	20	11	13	17	0,21	0,32	30,7	9,82
ЦП10	0	0	11	21	27	27	42	22	5	0,45	0,63	15,6	9,83

Низкое значение эффективной плотности в этих ценопопуляциях можно объяснить доминированием g_1 и g_3 групп, так как степень воздействия (нагрузка) на среду в этом случае будет мала, поскольку, g_1 группа включает молодые особи, а g_3 группа – старые. Одинаково низкой энергетической эффективностью обладают молодые и старые генеративные

растения. Сходным образом ведёт себя и ценопопуляция 4. Нами обнаружена высоко значимая отрицательная корреляция ($r=-0,56$) между возрастнойностью (Δ) и отношением между плотностью и эффективной плотностью (M / M_e).

Таким образом, по классификации нормальных ценопопуляций Л.А.Животовского (2000) среди изученных ЦП *P.lanceolata* были: 18 молодыми, 17 переходными, 2 зрелыми, 1 стареющей и 3 старыми. Зреющих не обнаружено. Следовательно, целесообразно использование как старой, так и новой классификаций ценопопуляций, поскольку необходимо сопоставление полученных ранее материалов с новыми описаниями ценопопуляций.

ВЫВОДЫ

1. Морфологическая поливариантность индивидуального развития *P.lanceolata* проявляется в формировании 3-х типов и 4-х вариантов жизненных форм: 1) моноцентрический тип – типичная короткокорневищная и корневищно-стержнекорневая биоморфы; 2) неявнополицентрический тип – короткокорневищная многорозеточная; 3) явнополицентрический тип – корнеотпрысковая биоморфа. Описанные биоморфы составляют адаптационно-морфологический ряд и приурочены к различным почвенным условиям. Случаи доминирующего развития главного корня можно рассматривать как повторение предковых признаков рода *Plantago*.

2. Морфологическая лабильность *P.lanceolata* имеет важное адаптивное значение и приводит к расширению экологического ареала вида благодаря реализации 4-х основных вариантов полного онтогенеза генет и значительному многообразию путей неполного онтогенеза рамет побегового и корневого происхождения.

3. Клонирование растений *P.lanceolata* на разных этапах онтогенеза (v, g1, g2, g3, ss) выявляет способность рамет к омоложению в разной степени, что определяется биологическим возрастом материнских растений и разными темпами развития рамет. Динамическая поливариантность создает многообразие путей онтогенеза генет и рамет *P.lanceolata* благодаря множеству комбинации ускоренного, нормального, замедленного развития и реверсий в жизни растений. Этот важнейший адаптационный

механизм обеспечивает устойчивость ценопопуляций в меняющихся условиях антропогенно измененных биотопов.

4. Анализ местообитаний *P.lanceolata* по экологическим шкалам Л.Г.Раменского показал, что *P.lanceolata* является эврибионтным по шкале активного богатства почвы и засоленности, а по шкалам увлажнения, переменности увлажнения и пастбищной дигрессии он занимает промежуточное положение. Это определяет широкий набор сопутствующих *P.lanceolata* видов в изученных луговых и экотонных фитоценозах. Анализ демографических параметров, показал, что относительно устойчивым среди них является плотность, а более лабильными – индексы возрастности, восстановления и старения. Это объясняется гетерогенностью среды обитания, комплексным воздействием экологических факторов, биологическими особенностями вида, сочетающего стратегию эксплорента и патента.

5. Анализ возрастной структуры ценопопуляций *P.lanceolata* по классификации Л.А.Животовского с использованием индекса возрастности и средней эффективности выявил молодые нормальные, переходные нормальные, зрелые, стареющие и старые нормальные ценопопуляции, зреющих ценопопуляций не обнаружено. Наблюдения за природными ценопопуляциями *P.lanceolata* на протяжении 3-5 лет позволили установить сукцессивно-флуктуационный тип динамики.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Л.А.Жукова, Э.В.Шестакова, Н.В.Июшечкина, Г.О.Османова, С.В. Балахонов. Мониторинг лекарственных растений //Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразии, мониторинг. Тез. докл. V научн. конф: памяти проф. А.А. Уранова. Кострома, 1996. С. 55-56.

2. И.А.Боголюбова, Г.О.Османова. Особенности возрастной структуры ценопопуляций *Thymus serpyllum* L. и *Plantago lanceolata* L.// Труды I Всероссийской конференции по ботаническому ресурсоведению. СПб. 1996.- С.104.

3. Г.О.Османова, И.А.Боголюбова. Морфологические особенности некоторых травянистых моголетников //III Республиканская научная конференция молодых ученых и специалистов. Казань. 1996.- С.65.

4. Л.А.Жукова, Г.О.Османова. Онтогенез подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.) //Онтогенетический атлас лекарственных растений. -Йошкар-Ола, 1997.-С.174-177.

5. Османова Г.О. Морфологическая поливариантность и возрастная структура природных популяций *Plantago lanceolata* L. // Экология и генетика популяций.- Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. - С. 277-280.

6. Г.О.Османова, О.П.Ведерникова, В.В.Станиславский, Н.В.Глотов. Оценка демографических параметров ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. //Жизнь популяций в гетерогенной среде. - Йошкар-Ола. 1999. - С. 154-158.

7. Османова Г.О. Внутривидовая пластичность *Plantago lanceolata* L. // Третьи Вавиловские чтения.- Йошкар-Ола, 1999. - С. 151.

8. Османова Г.О. Морфологическая поливариантность *Plantago lanceolata* L. // VI Международная конференция по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И.Серебряковых. - М., 1999. - С. 165-168.

9. Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. (*Plantaginaceae* L.) // Бот. журн., Т.86., №12. - 1999. - С. 80-86.

