МИНИСТЕРСТВО ПРОСВЕЩЕНИЯ РСФСР

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ В.И.ЛЕНИНА

ВОЗДЕЙСТВИЕ ГЕРБИЦИДОВ НА РАСТЕНИЯ НА ОРГАНИЗМЕННОМ И ПОПУЛЯЦИОННОМ УРОВНЯХ

Межвузовский сборник научных трудов

Ответственный редактор Т.И.Серебрякова

Москва
1985

УДК 632.954.581.526.45

Печатается по постановлению редакционно-издательского Совета Московского ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственного педагогического института имени В.И.Ленина.

Воздействие гербицидов на растения на организменном и популяционном уровнях: Межвузовский сборник научных трудов. - М.: МГПИ им.В.И.Ленина, 1985. - 143 с.

В сборнике рассмотрены материалы, посвященные изучению на разных уровнях - организменном и популяционном влияния 2,4-Д, ее производных, а также других гербицидов на полевые и луговые сорняки и некоторые культурные растения. Представлены данные о природе тератологических изменений под воздействием 2,4-Д, а также влияния 2,4-Д на структуру и динамику ценопопуляций, морфологическую и физиологическую адаптацию растений разных возрастных состояний.

В сборник включены статьи преподавателей, аспирантов и студентов МГПИ им. В.И.Ленина, Костромского педагогического института, Марийского Государственного университета.

Т.И.Серебрякова - доктор биологических наук, профессор
(ответственный редактор)

ГОС. ПУБЛИЧНАЯ БИБЛИОТЕКА Ленинград 03 1986 г. 772

Рецензенты:

В.Б.Иванов - доктор биологических наук
Л.В.Рункова - кандидат биологических наук

© Московский государственный педагогический институт им. В.И.Ленина (МГПИ им.В.И.Ленина), 1985

УДК 632.954:581.522.4

Л.А.Жукова, О.А.Шейпак
МГПИ им. В.И.Ленина

ВЛИЯНИЕ ГЕРБИЦИДОВ НА ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПОДОРОЖНИКА БОЛЬШОГО

Среди многочисленных работ, посвященных влиянию 2,4-Д, в немногих приводятся данные о морфологической изменчивости растения. Отмечается небольшое число морфологических признаков, изменяющихся под влиянием 2,4-Д: деформация и скручивание листовых пластинок, извилистость черешков, утолщение нижних частей побегов, прекращение роста верхушки побегов, скручивание побегов, недоразвитость боковых корней (6). Есть описание возникновения терат различных органов: ассиметрия листьев, гофрированные листья, асцидии, образование бульбовидных корней (I,8). Есть материалы об усилении корнеобразования при обработке 2,4-Д черенков различных растений (6) и, наоборот, о снижении побегообразующей способности корней у некоторых корнеотпрысковых растений (2).

Литературные данные по использованию Na- соли 2,4-Д показали отсутствие отрицательного влияния данного гербицида на злаки и осоки и в то же время разнообразное его действие вплоть до полного уничтожения разнотравья (2). Практически отсутствуют исследования по изменчивости морфогенеза растений под влиянием гербицидов, нет данных об устойчивости или лабильности критериев возрастных состояний различных сорных и луговых растений, в том числе подорожника большого, подвергшихся обработке 2,4-Д или другими гербицидами. Поэтому целью статьи было выявление морфологической популяционной изменчивости подорожника большого при воздействии 2,4-Д.

Задачи исследования заключались в следующем: описать морфологические изменения на разных этапах онтогенеза подорожника большого, возникшие при обработке 2,4-Д; установить характер изменчивости биометрических показателей разных возрастных состояний изученного вида при различных концентрациях гербицида; описать образовавшиеся тераты подорожника большого; изучить влияние гербицидов на возрастную структуру ценопопуляций.

МЕТОДИКА МОРФОПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ. Для проведения экспериментов с 2,4-Д МГПИ им. В.И.Ленина в 1981 году были заложены делянки 3 х 1 $м^2$ и разделены каждая на 3 площадки. На них из естественных фитоценозов было пересажено 150 растений подорожника большого разных возрастных групп: 50 ювенильных и имматурных, 50 генеративных, 50 субсенильных; в 1982 году на каждую делянку высаживали растения одного возрастного состояния. Число высаживаемых растений должно определяться размерами взрослых растений. Каждая делянка обрабатывалась раствором одной концентрации. Для натриевой и аминной солей 2,4-Д в качестве летальной концентрации использовалась 10^{-1}М, в качестве ингибируемой - 10^{-2}М - 10^{-4}М. Контрольные делянки 1981 года, расположенные рядом с обработанными, служили как вариант опыта - миграция гербицида через почву. Чистый контроль был помещен в 1982 г. на расстоянии 5 м от обрабатываемых делянок и отделен защитной полосой.

Для изучения морфологической изменчивости среди пересаженных растений каждой возрастной группы отмечалось десять особей, за которыми велись постоянные наблюдения. У подорожника большого измерялась длина и ширина листовой пластинки, длина черешка второго и третьего листьев розеточного побега; общее число зеленых, видоизмененных, пожелтевших или отмерших листьев; число генеративных и вегетативных побегов; число розеточных побегов II и III порядков. Измерения проводились 1 раз до обработки гербицидами, а затем через 1, 2, 4, 9 и 12 суток параллельно с физиологическими исследованиями и далее - через 2, 4, 10, 12, 14 месяцев в разные периоды года. В случае гибели этикетированных растений они заменялись новыми.

Для анализа возрастной структуры ценопопуляций до обработки гербицидами и после нее в течение двух вегетационных сезонов на всех делянках определялась численность возрастных групп, специально регистрировались поврежденные, стимулирующие и отмершие растения. Затем на опытных делянках дополнительно закладывались постоянные трансекты для учета вновь появившихся растений нового поколения (из семян, созревших на пересаженных растениях и осыпавшихся на делянки). Такие же наблюдения на организменном и популяционном уровнях были проведены и в посевах. Для изучения воздействия гербицидов на природные ценопопуляции подорожника в естественных фитоценозах Московской (Павловская Слобода) и Калужской областей отмечались участки площадью 2-3 $м^2$; одна использовался

в качестве контроля, остальные обрабатывались растворами летальных или ингибирующих концентраций: для аминной и натриевой солей 2,4-Д - это 10^{-1}м, 10^{-2}м, 10^{-4}м. В дальнейшем на каждом участке закладывались мелкие площадки 0,25 х 0,25 см; на них проводились те же наблюдения, как и в посадках или посевах; регулярность наблюдений - 2-5 раз в сезон.

Определение численности возрастных групп подорожника большого позволило рассчитать их относительное участие, построить возрастные спектры. Возрастность ценопопуляций (Δ) рассчитывалась по формуле А.А.Уранова (1975) $\Delta = \frac{\Sigma K_i m_i}{N}$

где: K_i - цена i - состояния,

m_i - плотность групп - ,

N - плотность ЦП.

Полученные данные экспериментальных и полевых наблюдений обрабатывались статистически; при обсуждении результатов использовались данные с доверительным уровнем 0,99 и 0,95.

Подорожник большой - евро-азиатский вид, в СССР обитает повсеместно; это рудеральное растение, встречается по дорогам, пустырям, на залежах, сорняк полей и огородов при достаточном увлажнении, является постоянным компонентом пойменных и низинных лугов сенокосного и пастбищного использования. Широкое географическое и экологическое распространение этого вида позволяет использовать его как вид-индикатор при определении степени антропогенных воздействий, в том числе влияния гербицидов. Ранее было сделано описание полного онтогенеза подорожника большого (рис.1), составлены ключи и диагнозы его возрастных состояний (4,5).

В литературе приводятся крайне ограниченные сведения о влиянии 2,4-Д на подорожник большой (12). Работы, посвященные реакции разных возрастных состояний подорожника на воздействие гербицидов, практически отсутствуют.

<u>НЕПОСРЕДСТВЕННАЯ РЕАКЦИЯ НА ОБРАБОТКУ 2,4-Д.</u> Применение натриевой и аминной солей 2,4-Д через сутки приводит к изменению окраски листьев подорожника большого во всех возрастных состояниях (концентрации 10^{-1}м и 10^{-2}м), листья становятся светло-зелеными, появляются буроватые пятна. Одновременно в первые 1-6 дней при внесении натриевой соли 2,4-Д (10^{-2}м) происходит увеличение длины черешков листьев у эвенильных и генеративных растений подорожника большого. В дальнейшем в течение 10-40 дней эвнастии

Рис.I. Онтогенез подорожника большого: p - проросток, j - ювенильное, im - имматурное, v - виргинильное, g_1 - молодое генеративное, g_2 - средневозрастное генеративное, g_3 - старое генеративное, ss - субсенильное, s - сенильное.

черешков наблюдаются и при более слабом воздействии - 10^{-4}М. Средняя длина листовой пластинки опытных ювенильных растений оставалась практически постоянной; у генеративных растений этот показатель вначале несколько возрастает по сравнению с контролем, а затем уменьшается, вероятно, вследствие формирования более мелких гофрированных листьев. На 30-й день после двукратной обработки аминной солью 2,4-Д все растения подорожника большого субсенильной серии погибли. У растений ювенильной и генеративной серий при концентрации 10^{-2} много засохших листьев, часть из них даже не успела развернуться. Обнаружены листья с засохшими краями, асимметричные; на некоторых листьях появились бордовые пятна на верхушке листовой пластинки и по краям; отмечается увеличение числа листьев у обработанных растений, уменьшение их размеров (длины черешка и пластинки); снижение массы надземной части генеративных особей. Для ряда показателей концентрации 10^{-2} более резко ингибирует рост растений; в то же время при концентрации 10^{-4} отмечается увеличение числа генеративных побегов и меньшее падение размеров листьев (табл.I).

Таблица I

Изменчивость биометрических показателей подорожника большого под влиянием аминной соли 2,4-Д

Возрастные периоды	Варианты опытов	Число листьев	Длина листьев (см)	Длина черешка (см)	Масса побега (г)	Число генеративных побегов	Длина корневой системы (см)	Масса корневой системы (г)
Пре-генеративные	К	5,0	7,0	9,2	2,6	-	9,8	0,6
	10^{-4}М	6,6	6,5	9,I	6,0	-	I4,8	2,I
	10^{-2}М	7,0	6,2	7,I	-	-	I2,2	I,5
Генеративные	К	5,5	9,2	I2,I	20,5	2,6	I5,8	4,2
	10^{-4}М	I0,0	7,2	6,7	I5,I	3,6	I7,5	[illegible],2
	10^{-2}М	II,0	6,2	I0,4	II,I	I,7	I2,7	3,I

Воздействие натриевой и аминной солей 2,4-Д на корневую систему подорожника большого специально исследовалось на 30-й день после обработки пересаженных растений. Было установлено, что объем корневой системы увеличивается у опытных растений всех возрастных состояний при концентрации 10^{-4}М - 10^{-2}М и лишь у растений, высаженных в ювенильном состоянии (10^{-2}М), объем корневой системы не отличается от контрольных экземпляров. Масса корневой системы при обработке 10^{-4}М и 10^{-2}М у опытных генеративных и постгенеративных растений больше, чем у контрольных особей тех же состояний. У растений, высаженных в ювенильном состоянии, этот показатель меньше, чем у контрольных. Длина корневой системы у опытных генеративных растений при концентрации 10^{-4}М не изменяется или несколько возрастает, а при концентрациях 10^{-2}М несколько падает или остается стабильной. Таким образом, выявляется неодинаковая реакция корневых систем растений подорожника большого на воздействие 2,4-Д: концентрации 10^{-4}М проявляют в большей степени стимулирующий эффект.

<u>ПОСЛЕДСТВИЯ ЛЕТНЕЙ ОБРАБОТКИ 2,4-Д.</u> Морфологический анализ растений разных возрастных состояний, проведенный через 3, 12 и 15 месяцев после обработки 2,4-Д, показал ряд существенных качественных отличий опытных и контрольных экземпляров. Наиболее постоянными признаками являются: 1) образование различных терат корней, листьев и соцветий, 2) увеличение числа генеративных побегов и 3) формирование розеточных побегов второго и более высоких порядков.

Довольно ясно прослеживается влияние 2,4-Д на образование придаточных корней у растений подорожника большого. При однократной обработке к осени у опытных растений всех возрастных состояний, кроме старых генеративных, число их возрастает. При двукратной обработке этот показатель снижается (10^{-2}М- 10^{-4}М) за исключением g_1 и g_2 состояний. Корневые тераты в виде бульбообразно утолщенных и уплощенных корней были обнаружены при обработке натриевой солью, главным образом у генеративных и субсенильных растений. Двукратная обработка натриевой солью 2,4-Д привела к образованию большого количества нитевидных придаточных корней.

При описании опытных растений были выделены 5 групп листовых терат: гофрированные листья, ланцетовидные листья, листья с раздвоенной верхушкой, воронковидные листья и уникальные "тройные тераты", возникшие в результате срастания нескольких видоизменен-

ных листьев (рис.2). Практически во всех группах генеративного и постгенеративного периодов наблюдалось появление листовых терат. Наиболее редкие и интересные тератологические изменения обнаружены в опытах с аминной солью при однократной обработке (концентрация 10^{-2}М). Подсчет общего количества видоизмененных листьев показал, что через 3 месяца после обработки они составляют у субсенильных растений 100%, у старых генеративных-от 25 до 92,6%, у средневозрастных - от 12 до 78%, у молодых-от 0 до 75%, у виргинильных-от 0 до 37%.

Таким образом, 2,4-Д оказал более сильное тератогенное действие на субсенильные и старые генеративные растения. В то же время в ряде вариантов опытов (миграция через почву, одно- и двукратные обработки натриевой и аминной солями 2,4-Д) у имматурных, виргинильных и молодых генеративных видоизмененные листья не возникали (табл.2). Наблюдения за последствием 2,4-Д, проведенные летом и осенью 1982 года, позволили установить, что более молодые растения (v и g_1) в течение следующего вегетационного периода вообще не образуют терат. У g_2, g_3 и ss особей процент видоизмененных листьев колеблется от 11,0 до 78,8, причем максимум приходится на субсенильные, минимум - на средневозрастные. Осенью относительная доля видоизмененных листьев увеличивается, достигая у старых и субсенильных растений 100%.

Таблица 2

Относительная доля видоизмененных листьев у растений подорожника в разных возрастных состояниях (в процентах)

Сроки	ОПЫТ 1981 года			ОПЫТ 1982 г.
Состояния	IX.81	VII.82	IX.82	IX.82
im	0	-	-	-
v	0-37,5	0	-	0
g_1	0-75,0	0	0	0
g_2	12,2-78,1	11,0-33,3	34,4-81,8	75-100
g_3	24,4-92,6	15,5-60,1	60 -100	70-100
ss	100	23,8-78,8	75 -100	100

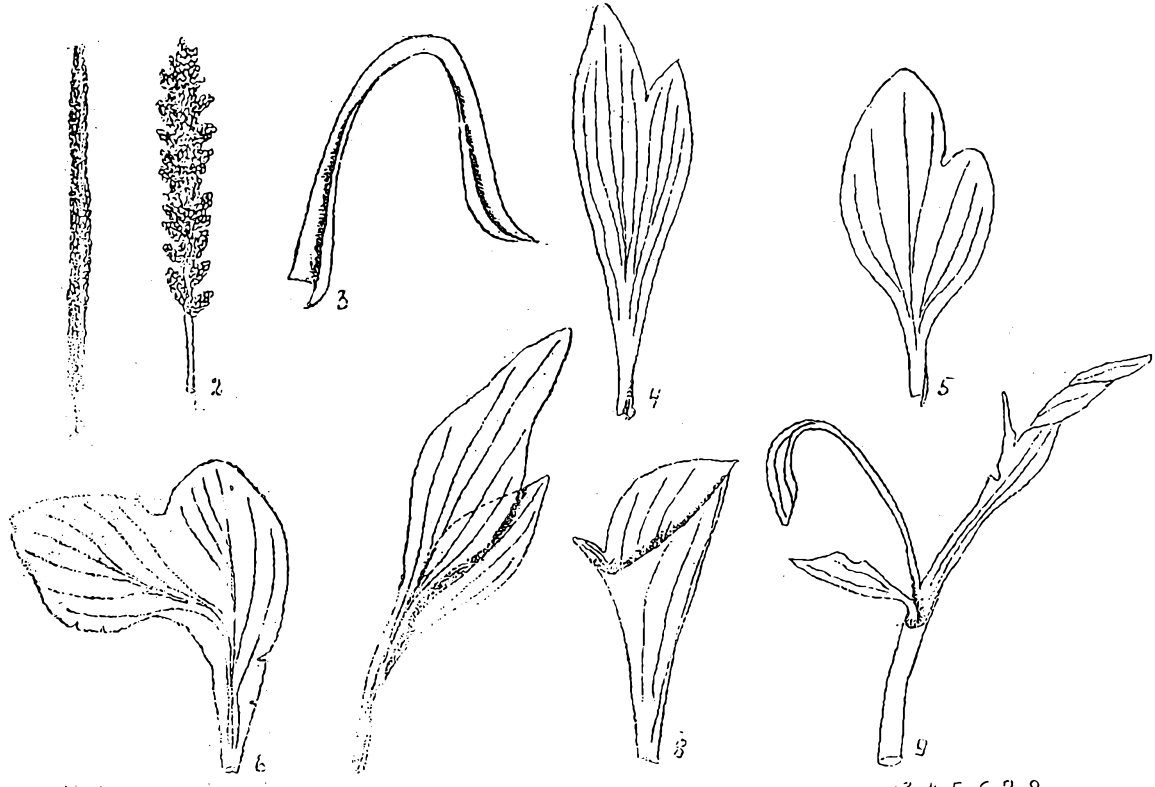

Рис.2. Терапи подорожника [illegible] 1 – [illegible]измененные соцветия; 3,4,5,6,7,8 – видоизмененные листья; [illegible] добору

В опытах 1982 года обнаружена аналогичная картина, однако общий процент видоизмененных листьев еще более высок. Если в 1981 году высокие показатели этого параметра относились как к однократной, так и к двукратной обработке, то в опытах 1982 года максимальное количество видоизмененных листьев обнаружено только при однократной обработке летом при концентрации 10^{-2}м – 10^{-4}м, осенью – даже при более низкой концентрации (10^{-4}м). Вероятно, более высокие концентрации, как и повторная обработка, чаще вызывают отмирание всего растения или отдельных листьев. Менее сильные воздействия 2,4-Д, возможно, только нарушают ростовые процессы в листьях, вызывая тем самым различные тератологические явления.

Тераты соцветий (рис.2) зарегестрированы в разных вариантах опытов при одно-, двукратной обработке натриевой солью 2,4-Д, реже – при воздействии аминной соли. В этих случаях вместо типичного для подорожника простого колоса возникают кистевидные или метельчатые соцветия. Одновременно изменяется и число образовавшихся генеративных побегов.

Пересадка генеративных и даже субсенильных растений значительно стимулирует образование генеративных побегов. Их число при сопоставлении с растениями, взятыми из природных ценопопуляций, увеличивается в 10-15 раз. Обработка 2,4-Д растений подорожника во всех возрастных состояниях в 1982 году привела к сокращению числа генеративных побегов в 1,5-6 раз по сравнению с растениями на контрольных делянках.

В опытах 1981 года через 3 месяца после обработки максимальное количество генеративных побегов встречается в g_2 и g_3 состояниях в опытах миграции через почву и при слабых концентрациях (10^{-4}м); минимальное – у молодых растений (10^{-2}м – 10^{-4}м). Через год после обработки в июле 1982 года этот показатель у g_1 и g_2 особей в 1,5-5 раз ниже в контрольных вариантах и в опыте миграции через почву. Только у старых генеративных растений последствие слабой обработки 2,4-Д (10^{-4}м) вызывает увеличение числа генеративных побегов.

Осенние наблюдения в 1982 году позволили обнаружить во всех вариантах опытов более сильную стимуляцию образования генеративных побегов в g_1 состояния по сравнению с контролем. У средневозрастных и старых генеративных растений максимальные показатели (8,2-13,1 побега) относятся к вариантам слабой обработки и мигра-

ции через почву, а минимальные – к вариантам с сильной концентрацией (10^{-2}м).

Таким образом, воздействие 2,4-Д в первый вегетационный период ингибирует формирование генеративных органов у подорожника большого во всех возрастных состояниях и тем сильнее, чем больше концентрация. Последствие 2,4-Д выражается в стимуляции заложения генеративных побегов у молодых и, главным образом, старых растений.

При статистической обработке материалов была выявлена достоверность разницы между вариантами опытов и контролем с достоверным уровнем 99 и 95%.

Просмотр почек подорожника большого, зафиксированных осенью 1981 года, показал, что влияние 2,4-Д на структуру почек незначительно. Форма листовых зачатков и их размеры остаются одинаковыми в контрольных и опытных вариантах. В то же время при двукратной обработке натриевой и аминной солью 2,4-Д число листовых зачатков в почках всех возрастных состояний снизилось по сравнению с контролем. Особенно резко это проявилось у молодых генеративных растений (концентрация 2,4-Д – 10^{-2}м). Однократная обработка вызвала некоторое увеличение числа листовых зачатков в почках у молодых и средневозрастных генеративных растений, в то время как у старых генеративных особей этот показатель по-прежнему уменьшается (рис. 3).

Воздействие 2,4-Д вызывает появление придаточных почек у отдельных экземпляров молодых генеративных растений подорожника большого, в то же время у контрольных особей того же состояния придаточные почки обычно не образуются. Действие 2,4-Д приводит к увеличению числа почек у средневозрастных и старых генеративных растений, причем у последних отмечено максимальное их количество при миграции гербицида через почву. В варианте опыта с аминной солью 2,4-Д было определено относительное количество растений, имеющих придаточные почки. Оказалось, что в контроле и при концентрации 10^{-4}М придаточные почки сформировались у 40-50% особей, а при миграции гербицида через почву – у всех растений. Следовательно, максимальная стимуляция происходит при минимальном воздействии 2,4-Д. Одновременно происходит стимуляция заложения генеративных почек, что вполне согласуется с отмеченным выше увеличением числа генеративных побегов у опытных растений на второй год опыта. Прямым следствием заложения большого

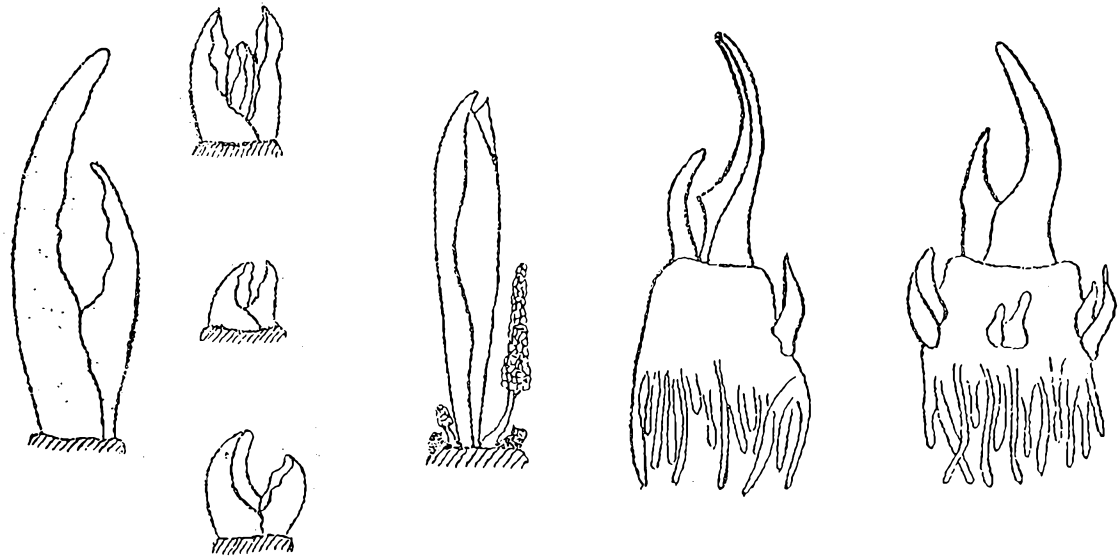

Рис.3. Строение почек подорожника большого:
А- Вегетативная почка: последовательный ряд листовых зачатков.
Б- Зачатки соцветий.
С- Образование придаточных почек у контрольных (I) и обработанных (II) растений.

количества почек на корневище является появление розеточных побегов второго порядка в g_2 и g_3 состояниях через три месяца после обработки (опыт 1981 г.). Через год розеточные побеги были обнаружены во всех вариантах опытов не только у средневозрастных и старых генеративных, но и у субсенильных растений, причем максимальное их количество (до 13) встречается в двух последних группах. Найдены уникальные экземпляры старых генеративных растений с 22 розеточными побегами II порядка. К концу года часть этих розеток погибает, и происходит партикуляция вертикального корневища. Выявить четкую зависимость между интенсивностью обработки 2,4-Д, возрастными состояниями и количеством образующихся побегов не удалось. Статистическая обработка показала недостоверность различий контрольных и опытных вариантов. Сравнение с растениями природных ценопопуляций доказывает, что и пересадка и обработка 2,4-Д одинаково может способствовать возникновению дополнительных очагов меристемы и формированию придаточных почек на корневище.

Анализ биометрических показателей растений подорожника в разных возрастных состояниях показал, что общее количество листьев меняется разнонаправленно (рис.4), достоверность разницы во многих случаях имеет доверительный уровень 95 процентов.

В ряде вариантов однократная (1981 г.) и даже двукратная обработка (1982 г.) аминной солью 2,4-Д способствует образованию большого числа листьев, главным образом, в g_1 и g_2 состояниях. В то же время олиственность розеточных побегов подорожника у растений природных ценопопуляций в 1,5-2 раза ниже, чем на опытных делянках; вероятно, это результат комплексного воздействия гербицидов и пересадки.

Воздействие 2,4-Д на подорожник большой проявилось в значительной поливариантности онтогенеза у обработанных растений. Само явление поливариантности онтогенетического развития было описано у луговых и степных растений различных жизненных форм в природных фитоценозах (7,10,11). На опытных делянка АБС у посаженных и посеянных экземпляров подорожника большого практически при всех вариантах обработок 2,4-Д обнаружено необычайное разнообразие путей онтогенеза (табл.3).

Анализ данных, полученных в искусственных и естественных ценопопуляциях подорожника (Калужская, Московская области), показал, что генеративные особи наиболее стойки, способны сохранить

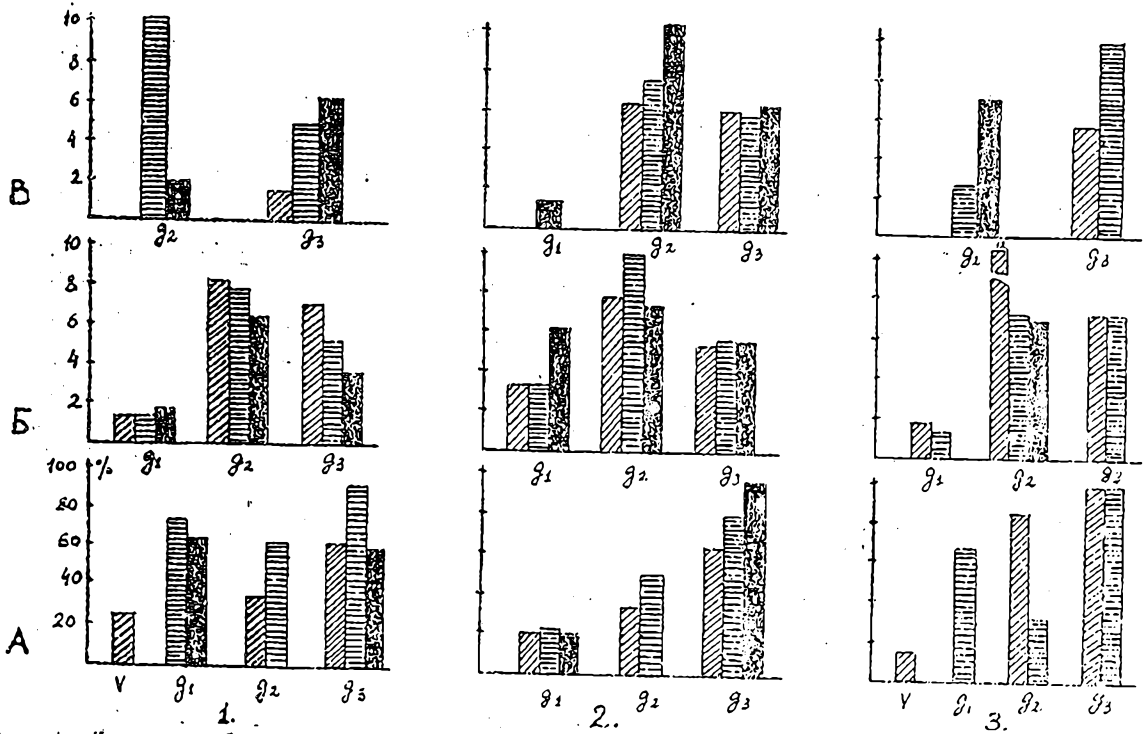

Рис. 4. Изменение биометрических показателей подорожника большого: А – число видоизмененных листьев, В – зеленых листьев, С – розеток второго порядка при обработке гербицидами: 1 – Na-солью 2,4-Д (однократно), 2 – NH_4- солью 2,4-Д (однократно), 3 – NH_4-солью 2,4-Д (двукратно).

▯ – миграция гербицида через почву ▯ – опрыскивание 2,4-Д 10^{-4}М
▯ – опрыскивание 2,4-Д 10^{-2}М

Таблица 3

Пути онтогенеза подорожника большого при обработке 2,4-Д

Варианты	Примеры					Воздействие
Сроки	V.81	IX.81	V.82	VII.82	IX.82	
I	2	3	4	5	6	
I. Нормальное развитие с прохождением всех возрастных состояний						
I) обычный темп без партикуляции	j →	im →		v →	g_1	Na-2,4-Д NH_2-2,4-Д } I, м/п
	im →	v →		g_1 →	g_2	Na-2,4-Д }
2) обычный темп с партикуляцией	g_2 →	g_3 →		SS/SS →	SS/SS	NH_2-2,4-Д I, 10^{-2} M
II. Ускоренное старение с пропуском возрастных состояний						Na-2,4-Д II NH_2-2,4-Д II, м/п
	g_1 →	g_2 →		g_3 →	S	NH_2-2,4-Д I, 10^{-4} M
3) одного	g_1 →	g_2 →		SS →	S	Na-2,4-Д, 10^{-2} M
4) двух	im →	v →		g_3 →	g_3	NH_2-2,4-Д I и II, 10^{-4} M
5) трех	j →	im →		g_3 →	g_3	Na-2,4-Д II
			j →	g_2 →	g_2	
6) четырех	p → j →	im →		SS →	SS	NH_2-2,4-Д II, 10^{-4}, 10^{-2} M
7) пяти			j →	SS		
III. Омоложение						
8) с возвратом в предыдущее состояние	SS →	SS →		g_3 →	g_3	NH_2-2,4-Д I и II, 10^{-4} M NH_2-2,4-Д I и II, 10^{-2} M
9) на два состояния			SS →	g_2 →	g_2	NH_2-2,4-Д 10^{-2} M
10) на три состояния			SS →	g_1 →	g_2	NH_2-2,4-Д 10^{-4} M
11) с партикуляцией	g_2 →	g_2 →		g_1/s →	g_1/s	

Продолжение таблицы 3.

I	2	3	4	5	6	7
IУ. Задержка в развитии	g_1 →	g_1 →		g_1/v →	g_1/v	Na-2,4-ДI, 10^{-2}М
I2) переход во временно нецвстущее состояние	g_1 →	g_2 →		g_2/v →	g_3	NH_4-2,4-Д, 10^{-4}М; NH_4-2,4-ДI, 10^{-4}М; Na-2,4-ДI, 10^{-4}М
I3) сохранение состояния	g_2 →	g_2 →		g_2 →	g_2	Na-2,4-ДII
	$p \to j \to im$ →	v →		v →	v	NH_4-2,4-ДI и II
			g_2/v →	g_2 →	g_2	
У. Переход в состояние вторичного покоя (о) I4)	g_2 →	O →		v/v →	g_1/g_1	NH_2-2,4-ДII, 10^{-2}М
	g_2 →	O →		g_1/g_1 →	g_1/g_1	
	g_2 →	O →		g_2/g_2 →	g_2/g_2	
УI. Отмирание I5) сразу после обработки	g_2 →	×				NH_2-2,4-ДI, 10^{-4}, 10^{-2}М
	g_1 →	×				Na-2,4-ДI, 10^{-2}М
	v →	×				
I6) при задержке развития через год	v →	v →		v →	×	Na-2,4-ДI, м/п
	$j \to im$ →	v →	g_1	g_1 →		
	g_3 →	g_3 →		g_3 →	×	NH_2-2,4-ДII, м/п
I7) при нормальном развитии через год	g_1 →	g_2 →		g_3 →	×	Na-2,4-ДI, м/п, 10^{-4}М
	im →	v →		g_2 →	×	NH_2-2,4-ДI
	v →	g_1 →		g_2 →	×	NH_2-2,4-ДI и II, 10^{-4}М
I8) при пропуске одного состояния через год	g_1 →	g_2 →		s →	×	NH_2-2,4-ДI, м/п, 10^{-2}М
	g_1 →	g_1 →		g_3 →	×	Na-2,4-ДI, 10^{-2}, 10^{-4}М
I9) при пропуске двух состояний через год	$p \to j \to im$ →	v →	g_1 →	ss →	×	NH_2-2,4-ДII, 10^{-4}М

I – однократная обработка

II – двукратная обработка

м/п – миграция гербицида через почву

характер онтогенеза. Однократная и двукратная обработка 2,4-Д в более сильной концентрации вызывает в ряде случаев у генеративных растений задержку развития или ускоренное развитие с пропуском одного или нескольких возрастных состояний и лишь иногда последующее отмирание.

Аналогичную реакцию можно наблюдать у ювенильных особей при обработке 2,4-Д в более слабых концентрациях (10^{-4}М). Для этой группы характерно интенсивное старение и быстрое завершение полного онтогенеза как за счет ускоренных темпов прохождения всех возрастных состояний, так и за счет пропусков одного или нескольких состояний. Уникальный случай мгновенного старения был зарегистрирован при двукратной обработке аминной солью (10^{-2}М) ювенильных растений, которые через два месяца перешли в субсенильное состояние.

Биологической причиной старения при воздействии 2,4-Д, вероятно, следует считать более быструю реализацию потенциальных возможностей растений, образующих большое число генеративных и розеточных побегов. Это сопровождается разрастанием корневища подорожника и усиленной его партикуляцией, что способствует переходу в g_3 и SS состояния. Одновременно влияние изученного гербицида в конце онтогенеза на субсенильные растения прежде всего выражается в процессах омоложения. Обработка 2,4-Д (10^{-2}М - 10^{-4}М) приводит к заложению генеративных почек и обратному переходу в g_3 состояние. При партикуляции в ряде случаев омоложение бывает более значительным, так как отделившиеся партикулы переходят в молодое генеративное, виргинильное и реже-в ювенильное состояние.

Проведенные опыты позволили экспериментально установить возможность перехода некоторых растений подорожника в состояние вторичного покоя в середине лета после двукратной обработки 2,4-Д. После перезимовки каждая особь семенного происхождения образовала клон, состоящий из 13-21 особей вегетативного происхождения, омоложенных до σ и g_1 состояния.

Таким образом, пересадка растений в генеративном и субсенильном состояниях и обработка 2,4-Д способствуют выявлению их потенциальных возможностей на разных этапах онтогенеза. Наблюдаемое многообразие путей онтогенетического развития представляет собой сложные адаптации организменного уровня к экстремальным ситуациям.

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПОДОРОЖНИКА БОЛЬШОГО. При обработке в 1981 г. природных ценопопуляций подорожника большого 2,4-Д раствором максимальной концентрации (10^{-1}М) в окрестностях Павловской Слободы (Московская область) и Тарусы (Калужская область) наблюдалась полная элиминация всех особей данного вида, как и ряда других представителей разнотравья. Через год после обработки на этих площадках не отмечено семенного возобновления подорожника. В тарусских ценопопуляциях при воздействии 2,4-Д в концентрации 10^{-2}М на 30-й день зарегистрирована гибель подорожника во всех возрастных состояниях, однако на следующий год началось его активное семенное возобновление. Следовательно, растворы 2,4-Д высоких концентраций приводят к гибели семян подорожника. Опыты с предпосевным замачиванием семян в растворе 2,4-Д (10^{-2}М), в одном случае, и поливом этим раствором засеянных подорожником делянок, в другом, подтвердили это предположение. В обоих вариантах опытов всходы не появлялись. Павловские луговые ценопопуляции через два месяца после обработки 2,4-Д (10^{-2}М) превратились в регрессивные, сократив численность на 90%. На опытных делянках в 1981-1982 гг. (рис.5) при двукратной обработке 2,4-Д той же концентрации полная элиминация особей подорожника всех возрастных состояний наступила также через два месяца: вначале отмирали ювенильные растения, затем субсенильные и в последнюю очередь генеративные. В таком же варианте опыта в 1981 году последняя группа сохранилась.

Однократная обработка той же концентрацией в опытах 1982 г. привела к полной гибели только ювенильные растения; численность генеративных сократилась на 98%, субсенильных - на 90%. Плотность ценопопуляций, подвергшихся более слабой обработке (10^{-4}М), сократилась мало - от 4 до 20%; в то же время процент отмерших в 2-5 раз превышал контроль.

На опытных делянках 1981 г. результаты последействия обработки выражаются в продолжающемся падении численности. К сентябрю 1982 г. процент гибели в бывших ювенильных сериях составлял 48-76%, в генеративных - 64-90%, в субсенильных - 76-90%. В посевах подорожника большого численность к концу второго года сократилась на 56-62%, причем аминная соль 2,4-Д оказала более сильное воздействие.

Изучение возрастной структуры искусственно созданных популяций подорожника большого показало, что характер развития пре-

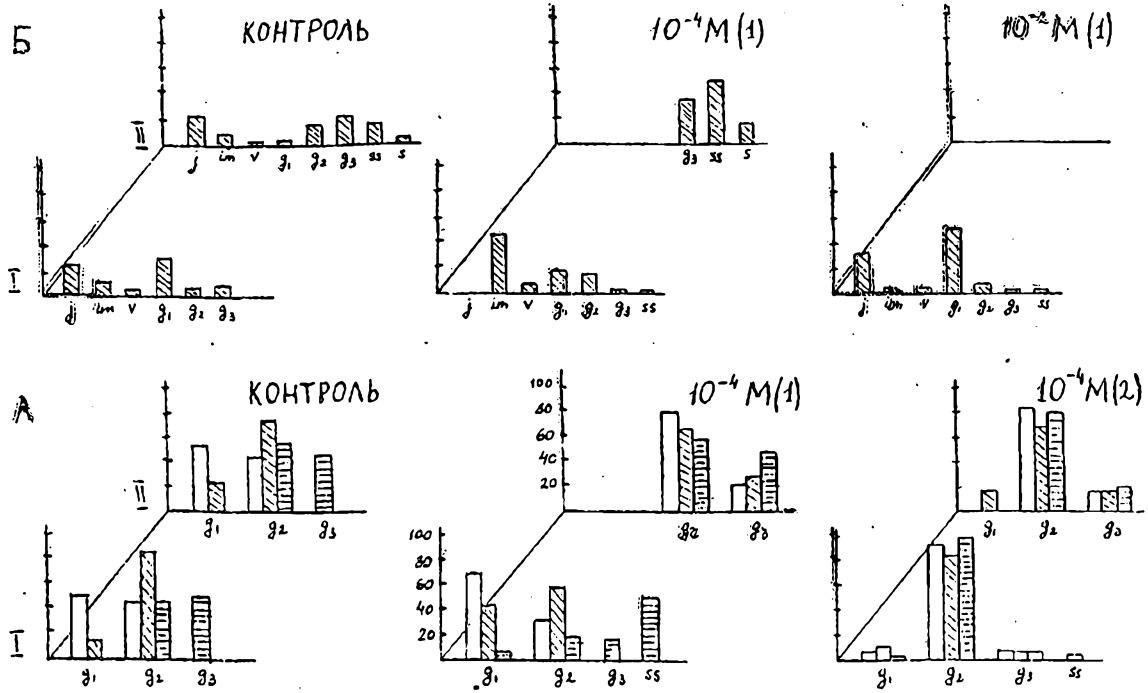

Рис.5. Изменение возрастных спектров ценопопуляций подорожника большого, обработанных аминной солью 2,4-Д:
А – искусственные ценопопуляции. Состояние растений до пересадки ▯ – ювенильные, ▨ – генеративные, ▤ – субсенильные.
В – естественные ценопопуляции. I – до обработки, II – через 60 дней после обработки.
I – однократная обработка, 2 – двукратная обработка.

жде всего определяется их исходным состоянием. Инвазионные ценопопуляции, состоявшие в мае 1981 г. из ювенильных и имматурных особей, к осени в вариантах миграции через почву и воздействия 2,4-Д в концентрации 10^{-2}М превратились в молодые нормальные неполночленные. Только в одном случае при обработке аминной солью с концентрацией 10^{-4}М обнаружена зрелая нормальная ценопопуляция, сохранившая и год спустя господство средневозрастных генеративных растений. В сентябре 1982 г. в вариантах миграции через почву при обработке разными концентрациями остальные ценопопуляции также становятся зрелыми нормальными неполночленными; в ряде случаев в них появляются субсенильные растения. Только максимальное воздействие аминной соли 2,4-Д (10^{-2}М) превратило инвазионную популяцию в стареющую (Δ = 0,48).

В 1982 г. во всех бывших инвазионных популяциях наблюдалось семенное возобновление: в сентябре на 100 м^2 в них насчитывалось от 4 до 55 проростков, причем максимальное количество – в опытах миграции через почву. Наблюдения 1982 г. подтвердили результаты прежних опытов и показали, что инвазионные ценопопуляции при однократной и двукратной обработке аминной солью переходят в зрелое нормальное состояние с преобладанием g_2 группы, а в контроле господствуют молодые растения.

Если сопоставить возрастность (Δ) бывших инвазионных ценопопуляций, то в конце первого вегетационного периода она колеблется в 1981 г. от 0,17 до 0,45; в 1982 г. – от 0,39 до 0,55. Минимальное значение получено при миграции натриевой соли 2,4-Д через почву; максимальное – при двукратной обработке аминной солью (10^{-4}М). На второй год происходит некоторое замедление развития, хотя показатель возрастности варьирует в значительных пределах: от 0,43 до 0,78. Соответственно изменяется и скорость развития ценопопуляций, достигая максимальной величины при обработке аминной солью (10^{-2}М). Таким образом, пересадка и обработка 2,4-Д значительно ускоряют развитие инвазионных ценопопуляций подорожника большого.

Если рассмотреть развитие ценопопуляций, состоявших весной 1981 г. из генеративных растений с одинаковой долей участия g_1, g_2 и g_3 особей, то здесь большинство ценопопуляций, (4 из 6), осенью квалифицируются как зрелые нормальные; одна – как молодая нормальная и одна как стареющая нормальная. Оба последних случая встречаются при обработке высокими концентрациями натриевых и

аминных солей 2,4-Д. Поэтому коэффициент возрастности (Δ) изменяется от 0,33 до 0,69; в двух случаях в течение сезона сдвиг возрастности произошел в сторону омоложения (аминная соль - 10^{-2}М и миграция через почву); у трех ценопопуляций возрастность практически не изменилась и только в одном (натриевая соль 2,4-Д - 10^{-2}М) резко возросла. В опытах 1982 г. реакция генеративных растений при разной интенсивности воздействия 2,4-Д отличается более четко: высокая концентрация аминной соли (10^{-2}М) вызывает более резкое старение. Несмотря на это, все ценопопуляции генеративных растений являются зрелыми нормальными, с достаточно близкими коэффициентами возрастности - 0,53-0,75. В течение второго вегетационного периода в опытах 1981 г. происходит дальнейшее выравнивание и старение серий бывших генеративных (Δ = 0,60-0,77), хотя все они также остались зрелыми нормальными. Скорость их развития (v_Δ) невелика и составляет 0,024-0,08. С весны начинается интенсивное семенное возобновление: плотность подроста максимальна и составляет от 25 до 57 проростков на 100 см^2.

Регрессивные ценопопуляции подорожника большого, состоявшие в мае 1981 г. только из субсенильных растений, к осени при обработке аминной солью 2,4-Д превратились в зрелые нормальные (10^{-4} и 10^{-2}М) и переходную от зрелой к стареющей (вариант миграции). При воздействии натриевой соли 2,4-Д ценопопуляции, как и в предыдущей серии, более старые: 2 стареющие и 1 переходная от стареющей к старой; причем 50% ее особей субсенильные. Коэффициент возрастности в этой серии опытов колеблется в сентябре 1981 г. от 0,39 до 0,73. Во всех случаях сдвиг возрастности за сезон отрицательный, что свидетельствует о значительном омоложении ценопопуляций (Δ =-0,15-0,49). Максимальное омоложение отмечено в опытах с аминной солью в концентрации 10^{-2}М. Опыты 1982 г. также демонстрируют омоложение ценопопуляций субсенильных растений до зрелых нормальных, однако сдвиг возрастности несколько меньше.

На второй год жизни ценопопуляций субсенильной серии большинство их превращается в стареющие нормальные, и только высокая концентрация натриевых солей 2,4-Д (10^{-2}М) приостанавливает развитие ценопопуляции: ее коэффициент возрастности остается неизменным. Скорость старения снова максимальна при обработке высокой концентрацией аминной соли (v_Δ= 0,40 за год). Семенное возобновление более слабое: численность подроста от 7 до 35.

Сопоставление степени омоложения ценопопуляций в 1982 г.

показало, что произошел сдвиг возрастности в сторону омоложения: $Б_а$ (-0,25-0,27) практически не отличается в контроле и при слабой обработке. Следовательно, омоложение ценопопуляций субсенильной серии зависит прежде всего от пересадки и создания оптимальных условий свободного роста. В то же время воздействие 2,4-Д в высоких концентрациях, вероятно, не может вызвать резкого омоложения, поэтому и сдвиг возрастности в этих вариантах в 3-4 раза меньше.

Опыты, заложенные в естественных условиях, показали, что за два месяца в контроле идет нормальное развитие растений в ценопопуляции. Образуется многочленная ценопопуляция с растениями всех возрастных состояний от J до SS (рис.5). Обработка 10^{-4}М вызвала гибель некоторых возрастных групп (молодых и средневозрастных генеративных); образовалась неполночленная старая ценопопуляция с преобладанием субсенильных растений.

Таким образом, наиболее стабильными оказались ценопопуляции, изначально образованные генеративными растениями. Наибольшая скорость развития и старения наблюдалась в бывших инвазионных ценопопуляциях, оказавшихся наиболее чувствительными к гербицидам. Бывшие регрессивные ценопопуляции независимо от степени воздействия развиваются в первый год с резким омоложением, а на второй год начинают стареть. Семенное возобновление ценопопуляции более эффективно в генеративной и ювенильной сериях, гораздо слабее - в субсенильной.

Выводы

1. Натриевая и аминная соли 2,4-Д в концентрации 10^{-1}М и двукратная обработка аминной солью (10^{-2}М) являются летальными для растений подорожника большого всех возрастных состояний, в том числе и семян, как на опытных делянках, так и в луговых фитоценозах.

2. Обработка натриевой и аминной солями 2,4-Д в разных концентрациях приводит к образованию терат листьев, корней и соцветий подорожника большого, к полиэмбриантности онтогенеза у растений этого вида.

3. Растения различных возрастных состояний подорожника большого неодинаково реагируют на воздействие 2,4-Д. Наиболее чувствительны ювенильные растения, наиболее устойчивы молодые и сре-

дневозрастные генеративные; у старых генеративных и особенно у субсенильных растений начинаются процессы омоложения.

4. Наиболее высокие концентрации 2,4-Д (10^{-1}М) приводят к гибели ценопопуляции подорожника и полному прекращению семенного возобновления в последующий год; при концентрации 10^{-2}М гибель взрослых растений компенсируется интенсивным семенным возобновлением. Более слабые воздействия (10^{-4}М) приводят к быстрому старению инвазионных ценопопуляций и омоложению регрессивных.

5. Искусственные ценопопуляции подорожника большого, созданные пересадкой генеративных растений, более устойчивы, чем природные ценопопуляции луговых фитоценозов.

Литература

1. Алабушев В.А. Асуидальные образования у горных растений под влиянием 2,4-Д. - ИД ВШ биол. науки, 1961, № 1, с.163-166.
2. Гургелидзе М.З. Результаты использования гербицида 2,4-Д на летних пастбищах. - Вестник Бот. общества Груз. ССР, 1962, 1, с.123-130.
3. Жукова Л.А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций луговика извилистого. - Бот. журн., т.64, № 4, с.525-541.
4. Жукова Л.А. Подорожник большой. В кн.: Ключи и диагнозы возрастных состояний луговых растений. Т.3, МГПИ им. В.И.Ленина, 1980.
5. Жукова Л.А. Род подорожник. В кн.: Биологическая флора Московской области, МГУ, выпуск 4, 1983.
6. Лисогоров С.Д., Михалевский Й.Д. Влияние 2,4-Д на сорные и культурные растения в южной степи УССР. - Бюлл. по физиол. растений, 1958, № 3, с.10-16.
7. Матвеев А.Р. Большой жизненный цикл тимофеевки *Phleum alpinum* L. МОИП, отдел биол., 1972, 77, вып.3.
8. Смирнов Ю.С. О некоторых физиологических единицах тератологических изменений у растений: Автореферат канд.дис., Л., 1971.
9. Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. - Докл. высшей школы. Биол. науки, 1975, № 2 (134), с.7-34.
10. Ценопопуляции растений. - М., 1976, 215 с.

II. Ценопопуляции растений. - М., 1985, 205 с.
12. Hawthorn W. The biology of Canadian weeds. Plantago major L. and P. rugelii L. Canad J Plant Sci., 1973, 54, №2, p. 385-396.