

НЕКОТОРЫЕ ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *SANGUISORBA OFFICINALIS* L.

В статье дана характеристика онтогенетической структуры ценопопуляций *Sanguisorba officinalis* в луговых и лесных фитоценозах. Отражена динамика развития ценопопуляций вида, которая указывает на наличие реверсий у особей зрелого и старого генеративных онтогенетических состояний в более ранние состояния. В разных растительных сообществах описана жизнеспособность и семенная продуктивность особей *Sanguisorba officinalis*.

Ключевые слова: *Sanguisorba officinalis*, ценопопуляция, онтогенетическая структура, динамика ценопопуляций, жизнеспособность особей, семенная продуктивность, всхожесть семян.

А.А. Момот, Т.В. Леонова

SOME POPULATION CHARACTERISTICS OF *SANGUISORBA OFFICINALIS* L.

The ontogenetic structure characteristic of the *Sanguisorba officinalis* coeno-populations in the meadow and forest phytocenosis is given in the article. The development dynamics of the sort coeno-populations that indicates to the reversion in the specimen of mature and old generative ontogenetic developmental states into the earlier states is reflected. The vitality and seed productivity of *Sanguisorba officinalis* specimen in different plant communities is described.

Key words: *Sanguisorba officinalis*; coeno-population; ontogenetic structure; coeno-population dynamics; individual vitality; seed productivity; seed germination capacity.

В настоящее время популяционные исследования становятся незаменимыми при решении практических задач охраны редких и хозяйственно ценных видов растений, а также при рациональном использовании и восстановлении естественных сообществ [1–3]. Именно знание биологии видов и структуры их популяции является основой, с помощью которой можно прогнозировать как дальнейшее развитие популяции, так и реакцию растений на неблагоприятные воздействия среды обитания [4–10].

Наши исследования посвящены *Sanguisorba officinalis* L. – кровохлебке лекарственной (сем. *Rosaceae* Juss.) – виду, обладающему лекарственными свойствами, широко применяемому в медицине и ветеринарии. Из корней и корневищ заготавливают галеновые формы лекарств, которые используют в качестве вяжущих, кровоостанавливающих и противомикробных средств [11, 12].

S. officinalis – травянистое поликарпическое короткокорневищное растение. Криптофит.

У *S. officinalis* хорошо изучен химический состав. С помощью спектроскопических методов у вида были обнаружены два новых химических соединения и подтверждено содержание 13 других известных соединений [18]. Выявлено, что растительный экстракт ингибирует вирус гепатита В [19, 20]. Были произведены исследования генетической изменчивости с помощью повышения концентрации углекислого газа [21].

Многими авторами [13–17] в отдельных растительных сообществах у вида описан онтогенез. Л.В. Петуховой (1975) при описании онтогенеза вида на пойменном лугу не выделены имматурное и субсенильное онтогенетические состояния. Н.Д. Орищенко (1980) при изучении *S. officinalis* в посевах и степных растительных сообществах выделила только виргинильные и генеративные онтогенетические состояния. Н.В. Хозяинова (1989) при описании онтогенеза вида на пойменном лугу не описала субсенильное состояние, которое в условиях ее района исследования не обнаружено. Л.А. Жукова (1997) определяет жизненную форму *S. officinalis* как многолетнюю стержнекорневую короткокорневищную траву с многоглавым каудексом. Автором выделены и описаны на пойменных лугах все онтогенетические состояния.

Таким образом, исследования свидетельствуют, что произрастание вида в разных эколого-ценотических условиях определяет поливариантность развития особей. На онтогенез особей *S. officinalis* влияют эколого-ценотические условия и, вероятно, характер антропогенной нагрузки. При ухудшении условий произрастания изменяется ход морфогенеза, уменьшается длительность полного онтогенеза и онтогенетических состояний, происходит выпадение отдельных состояний и сокращение онтогенеза.

Цель исследования. Изучить популяционные характеристики ценопопуляций *S. officinalis* и охарактеризовать устойчивость ценопопуляций в разных растительных сообществах.

Материал собран в течение 2010–2012 гг. на территории Минусинской котловины (Республика Хакасия – Орджоникидзевский и Богградский районы; Красноярский край – Шушенский район) маршрутным методом.

В пределах исследуемых сообществ закладывали трансекты длиной 12–20 м и шириной 1 м, которые разбивались на учетные площадки по 1 м². На каждой площадке подсчитывали число особей изучаемого вида и определяли их онтогенетические состояния. За счетную единицу была принята особь. При выделении онтогенетических состояний исследуемого вида была принята концепция дискретного описания онтогенеза, предложенная Т.А. Работновым (1950), и в дальнейшем уточнена А.А. Урановым (1975) и его учениками [23].

На основе числа особей каждого онтогенетического состояния рассчитывали онтогенетическую структуру [24]. При характеристике типа ценопопуляции (ЦП) использовали классификацию «дельта-омега» Л. А. Животовского [25]. Динамику развития особей изучали на стационарных площадках [26].

При изучении жизненности особей на основе морфометрических показателей использовали методику Ю.А. Злобина (1989) [27].

Семенную продуктивность изучили по методике И.В. Вайнагия (1974) [28].

Геоботанические описания растительных сообществ с участием *S. officinalis* выполнены по общепринятой методике [22].

С участием вида выполнено 13 геоботанических описаний, из них: одна ЦП располагалась в степном растительном сообществе, четыре ЦП – в луговых растительных сообществах, одна ЦП – на залежи и семь ЦП – в лесных растительных сообществах.

В составе луговой степи (ЦП 1) *S. officinalis* произрастает единично, только в условиях повышенного увлажнения (в ложбинках, по обрывам, в зарослях кустарников). В кустарниковом ярусе произрастает *Caragana pygmaea* (L.) DC. В травяном ярусе доминируют злаки и осоки: *Poa sibirica* Roshev. – 5 %, *Alopecurus arundinaceus* (Willd.) Link. – 3 %, *Elytrigia repens* (L.) Nevski – 3 %, *Carex caryophyllea* Lator. – 2 %. Разнотравье в этом растительном сообществе представлено: *Artemisia tanacetifolia* L. – 3 %, *Galium boreale* L. – 2 %, *Veronica incana* L. – 1 % и др.

В луговых растительных сообществах (ЦП 2–5) ППВ варьирует от 1 до 4 %. В кустарниковом ярусе описаны следующие виды растений: *Spiraea hypericifolia* L. – 1–3 %, *Caragana pygmaea* – 1–2 %, *Cotoneaster melanocarpus* Lodd. – 1 %. *Spiraea flexuosa* и *Caragana pygmaea* являются, как правило, доминантами. Единично в отдельных растительных сообществах описаны *Spiraea media* Franz. Schmidt. На лугах в травяном ярусе доминируют следующие виды: *Elytrigia loliodes* (Kar. et Kir.) Nevski – 5 %, *E. repens* – 2 %, *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. – 4 %, *Achillea millefolium* L. – 2 %, *Aster alpinus* L. – 2 %.

Ценопопуляции настоящих лугов подвергались антропогенной нагрузке в виде выпаса скота и сенокоса.

Залежь, как и все исследуемые растительные сообщества, является характерным местом произрастания *S. officinalis*. Исследуемая кустарниковая злаково-разнотравная залежь (ЦП 6) располагается в ложбине между двумя холмами, за счет чего там скапливаются осадки. В кустарниковом ярусе доминирует *Spiraea flexuosa* (5–7 %). Общее проективное покрытие травяного яруса составляет 65–70 %, на сухойстой приходится 7–9 %, открытые участки почвы составляют 2–3 %. В травяном ярусе доминируют: *Poa repens* (L.) Nevski. – 9 %, *Polygonum alpinum* All. – 5 %, *Lamium album* L. – 3 %. При описании этого растительного сообщества описан *Hedysarum minussinense* B. Fedtsch. (сем. *Fabaceae* Lindl.) – вид, занесенный в Красную книгу Республики Хакасия (2012) со статусом 3 – редкий вид. *H. minussinense* является эндемиком хакасско-минусинских степей, реликтом плиоценового возраста. Вид произрастает на отдельных участках, в виде групповых скоплений по 3–4 особи.

S. officinalis описана в березовых, сосновых и смешанных лесах, ППВ в которых колеблется от 1 до 9 %. Общее проективное покрытие исследуемых сообществ в среднем составляет 75–85 %. В исследуемых лесных растительных сообществах (ЦП 7–13) верхний ярус представлен *Betula pendula* Roth. и *Pinus sylvestris* L. Доминантами в кустарниковом ярусе являются *Rosa acicularis* Lindl., *Picea obovata* Ledeb., высота данных видов варьирует от 130 до 200 см. В травяном ярусе доминируют *Elytrigia repens*, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken., *Equisetum arvense* L., *Eq. hyemale* L., *Eq. sylvaticum* L., *Geranium pratense* L., *Alchemilla vulgaris* L., *Fragaria vesca* L., *Pyrola incarnata* (DC.) Freyn. Березовый сухомшистый лес (ЦП 7) более увлажненный, с моховым покровом (15–20 %).

S. officinalis в луговых и редко в лесных растительных сообществах является содоминантом.

Онтогенетическая структура *S. officinalis* описана в 8 растительных сообществах (ЦП 4–5, ЦП 7, ЦП 9–13).

Одна луговая (ЦП 5) и одна лесная (ЦП 9) ЦП по типу нормальные неполночленные, отсутствовали особи ювенильного онтогенетического состояния. Остальные луговые и лесные растительные сообщества нормальные полносоставные.

Онтогенетический спектр в исследуемых ЦП центрированный – с максимумом на особях зрелого генеративного онтогенетического состояния. Онтогенетический спектр в смешанном кустарниково-разнотравно-папоротниковом лесу (ЦП 10) левосторонний, с максимумом на особях ювенильного онтогенетического состояния, что свидетельствует о благоприятных условиях в год исследования для семенного размножения. Ценопопуляция является молодой.

Характерный онтогенетический спектр для короткокорневищных растений, по Л.Б. Заугольной (1994), является бимодальным либо центрированным. Бимодальный спектр характерен для видов со сложным онтогенезом и вегетативным размножением без омоложения, центрированный онтогенетический спектр – для видов со сложным онтогенезом с неглубоким омоложением. В исследуемых растительных сообществах онтогенез особей *S. officinalis* сложный, с партикуляцией в зрелом, чаще в старом генеративном онтогенетическом состоянии. Образовавшиеся партикулы моложе материнской особи на одно или два онтогенетических состояния (виргинильное онтогенетическое состояние, молодое и зрелое генеративные онтогенетические состояния).

Особь *S. officinalis* со стержнекорневой биоморфой в исследуемых сообществах нами не обнаружены.

Таким образом, онтогенетические спектры центрированные совпадают с характерным, что свидетельствует об устойчивости ЦП.

По классификации «дельта-омега» одна ЦП – переходная (ЦП 9), две ЦП – молодые (ЦП 10,11) и остальные 5 ЦП (ЦП 4, 5, 7, 12, 13) являются зрелыми.

Динамика развития особей *S. officinalis* изучена на настоящем лугу (ЦП 5) и в березовом сухомшистом лесу (ЦП 7) за вегетационный период 2011–2012 гг.

Анализ динамики ЦП продемонстрировал, что плотность особей в первый год исследования в луговом растительном сообществе составила 8 особей на 1 м², а в лесном растительном сообществе 4 особи на 1 м². Во второй год исследования плотность особей уменьшилась в обеих ЦП в 1,5 раза за счет сокращения числа особей прегенеративной и постгенеративной фракции.

В луговом растительном сообществе на протяжении двух лет онтогенетический спектр левосторонний. В 2012 году преобладают особи ювенильного онтогенетического состояния (12 %), так как складываются в этом году более благоприятные условия для прорастания семян. Не все особи ювенильного и имматурного онтогенетических состояний сохранятся и перейдут в следующее онтогенетическое состояние. Из 12 % особей ювенильного онтогенетического состояния перейдут в имматурное лишь около 6 %. Доля генеративной фракции в исследуемые годы высокая, достаточно стабильна (60–65 %), особи постгенеративной фракции составляют 7–9 %.

В лесном растительном сообществе как в 2011, так и в 2012 году исследовали онтогенетический спектр центрированный с максимумом на зрелых генеративных особях. В данном растительном сообществе доля прегенеративной фракции составляет 18–21 %. Основную массу, так же как и в луговом сообществе, представляют особи генеративной фракции (69–72 %). На особи постгенеративной фракции приходится 5–7 %.

Таким образом, ЦП *S. officinalis* поддерживаются за счет семенного и вегетативного размножения, однако семенное размножение нерегулярно, зависит от погодных условий конкретного года. В отдельные годы в естественных условиях большая часть проростков и особей ювенильного онтогенетического состояния погибают. Наличие в ЦП семенных особей и особей вегетативного происхождения является одной из причин, приводящей к разнообразию динамики развития особей.

Изучение жизненности особей *S. officinalis* проводилось в течение вегетационного периода 2011 г. Было изучено три ЦП: злаково-разнотравный настоящий луг (ЦП 4), эспарцетово-злаково-разнотравный настоящий луг (ЦП 5) и березовый лес (ЦП 7).

Оценка жизненного состояния на основе анализа 65–70 растений по 10 признакам показала, что особи четко разделяются на три группы, которые можно охарактеризовать как три класса жизненного состояния.

В ЦП наибольшее различие по всем признакам установлено между высшим и пониженным классами ($t_{ст}$ достоверно при $> 2,06$).

В луговых растительных сообществах особи *S. officinalis* четко подразделяются на пониженный, средний и высший показатели жизненности. Морфометрические параметры жизненности достоверны по всем показателям. По критерию Стьюдента наибольшее различие по всем признакам установлено между высшим и пониженным классом виталитета, где критерий Стьюдента имеет большие пределы – от 18 до 32.

В березовом лесу такие показатели, как длина листовой пластинки, ширина листовой пластинки, длина корневища, высота генеративного побега и число головок на особь, недостоверно различимы. В лесных растительных сообществах формируются однородные экологические условия, жизненность особей различается в небольших пределах. А в луговых сообществах рельеф неоднородный, имеются ложбины, впадины и овраги.

В луговых ЦП к высокому классу жизненности отнесли более 50 % особей, в лесных – до 40 %. В среднем классе жизненности показатели практически не отличаются (27–31 %). В ЦП много особей пониженного класса жизненности, что, вероятно, связано с влажностью субстрата. На лугу высокий процент пониженного класса жизненности особей обусловлен неровностями рельефа, особи с пониженной жизненностью произрастают в ложбинках.

Таким образом, преобладание особей высшего и среднего класса виталитета свидетельствует об устойчивом состоянии ЦП. Жизненное состояние особей *S. officinalis* в лесной ЦП сложно разбить по классам жизненности, многие показатели недостоверно различимы. Максимальное различие между особями, описанными в лесном и луговом растительном сообществе, наблюдается по показателю «биомасса особей», в лесном растительном сообществе он в 2 раза больше.

Материал для изучения семенной продуктивности *S. officinalis* был собран в двух ЦП: на эспарцетово-злаково-разнотравном лугу (ЦП 5) и в березовом эспарцетово-злаково-разнотравном лесу (ЦП 7) в период плодоношения особей (август 2011–2012 гг.). Семенную продуктивность определяли в естественных условиях у растений молодого, зрелого и старого генеративных онтогенетических состояний. Для этого осуществляли отбор по 25 особей каждого онтогенетического состояния регулярным способом.

Энергию прорастания исследовали в лабораторных условиях, семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, увлажненной жесткой водопроводной водой, в комнатных условиях в интервале температур от 21 до 24 °С на подоконнике восточной экспозиции. Проращивание осуществлялось после 2–4,5 месяцев покоя. Выдерживали до полного прорастания, когда в чашках Петри не оставалось твердых, непроросших орешек, подсчет которых осуществляли каждый день. Всхожесть орешек устанавливали на выборке 100 шт. Каждая выборка в отдельной ЦП была произведена в 4-кратной повторности. Жизнеспособные орешки *S. officinalis* прорастают полностью в течение 6–18 дней. Орешки начинали прорастать на 3–5-й день после высадки. Основная масса проросших орешек в луговой ЦП приходится на первые дни прорастания (3–6). В лесной ЦП в 2011 г. основная масса приходится на последние дни прорастания (16–18), а в 2012 г., подобно луговому растительному сообществу, – на 3–5-й день. Непроросшие орешки загнивали.

Энергия прорастания орешек в 2012 году в 1,5–3 раза больше, чем в 2011 г. В луговой ЦП в 2011 году энергия прорастания в 2 раза больше, чем в лесной, а в 2012 году энергия прорастания практически одинакова. Всхожесть в 2011 г. больше в 2 раза и составляет 88–90 %.

Выявлено, что у особей *S. officinalis* зрелого и старого генеративных онтогенетических состояний реальная и потенциальная семенная продуктивность в 2–3 раза выше, чем в молодом генеративном состоянии. Число головок у особей молодого генеративного онтогенетического состояния меньше практически в 2 раза, чем у других генеративных особей. Показатели семенной продуктивности в молодом генеративном состоянии в различных растительных сообществах практически одинаковы.

Таким образом, ЦП с участием *S. officinalis* описаны в луговой степи, на залежи, в настоящих лугах, березовом, сосновых и смешанных лесах, где проективное покрытие вида колеблется от 1 до 9 %. В степных растительных сообществах исследуемый вид встречается единично, как правило, в условиях повышенного увлажнения (в ложбинках, по обрывам, в зарослях кустарников). В луговых, реже в лесных ЦП *S. officinalis* является содоминантом.

В естественных условиях исследуемые ЦП нормальные, полночленные и неполночленные. Онтогенетические спектры центрированные, совпадают с характерным, что свидетельствует об устойчивости ЦП. По типу все исследуемые ЦП переходные, молодые либо зрелые.

Динамика ЦП *S. officinalis* относится к флуктуационному типу.

Преобладание особей высшего и среднего класса виталитета свидетельствует об устойчивом состоянии ЦП. Жизненное состояние особей *S. officinalis* в лесной ЦП сложно разбить по классам жизненности, многие показатели недостоверно различимы. Максимальное различие между особями, описанными в лесном и луговом растительном сообществе, наблюдается по показателю «биомасса особей», в лесном растительном сообществе – он в 2 раза больше. По типу ЦП процветающие.

Семенная продуктивность и всхожесть семян носят нерегулярный характер, зависят от температуры воздуха и выпадения осадков в весенне-летний период текущего года.

Литература

1. Работнов Т.А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80. № 2. – С. 5–7.
2. Silvertown J.W. Introduction to plant population ecology // Longman. – 1982. – № 4. – P. 18–24.

3. Смирнова О.В., Торопова Н.А. Общие представления популяционной биологии и экологии растений // Восточноевропейские леса. История в голоцене и современность. – М.: Наука, 2004. – Ч. 1. – С. 154–164.
4. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–8.
5. Серебрякова Т.И. Морфогенез растений и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
6. Harper J.L., White J. The demography of plants // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1974. – Vol. 5. – P. 419–463.
7. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 223 с.
8. Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. – Новосибирск: Наука, 2004. – 280 с.
9. Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Боброва [и др.]. – Киров, 2008. – 355 с.
10. Леонова Т.В., Водолазова С.В., Черемушкина В.А. Эколого-ценотическая характеристика и онтогенез *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (*Rosaceae*) в Хакасии // Ботан. журн. – 2010. – Т. 95. – № 1. – С. 48–59.
11. Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. – Новосибирск: Наука, 1991. – 428 с.
12. Анатомическое строение органов растения кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis* L.) и локализация в них дубильных веществ / Е.А. Струпан [и др.] // Вестник КрасГАУ. – 2010. – № 11. – С. 107–109.
13. Петухова Л.В. Анатомические особенности в онтогенезе *Sanguisorba officinalis* // Экология и физиология растений. – Калинин, 1975. – Ч. 2.
14. Орищенко Н.Д. К онтогенезу кровохлебки лекарственной при интродукции в Западной Сибири // Вопросы лекарственного растениеводства. – М., 1980. – С. 148–154.
15. Ермакова И.М. Кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М., 1976. – С. 47–51.
16. Хозяинова Н.В. Морфолого-биологические особенности *Sanguisorba officinalis*: дис. ... канд. биол. наук. – М., 1989. – 120 с.
17. Жукова Л.А. Онтогенез кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis*) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 1997. – С. 160–167.
18. Two New Triterpenoids from the Roots of *Sanguisorba officinalis* L. / Zhang Fan [et al.] // Journal of Integrative Plant Biology. – 2005. – P. 251–256.
19. Potential antiviral effects of *Terminalis chebula*, *Sanguisorba officinalis*, *Rubus coreanus* and *Rheum palmatum* against duck hepatitis B virus (DHBV) / T.H. Chung [et al.] // Phytotherapy Research. – 1998. – P. 179–182.
20. Antiviral activities of extracts isolated from *Terminalis chebula* retz., *Sanguisorba officinalis* L., *Rubus coreanus* miq. and *Rheum palmatum* L. against hepatitis B virus / T.G. Kim [et al.] // Phytotherapy Research. – 2001. – P. 718–720.
21. Genetic variation in *Sanguisorba minor* after 6 years *in situ* selection under elevated CO₂ / Wieneke Silvia [et al.] // Global Change Biology. – 2004. – P. 1389–1401.
22. Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.: Просвещение, 1969. – 200 с.
23. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 184 с.
24. Заугольнова Л.Б. Структура популяции семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 1994. – 70 с.
25. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. – С. 21–33.
26. Динамика ценопопуляций. – М.: Наука, 1985. – 206 с.
27. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения популяций растений. – Казань, 1989. – 187 с.
28. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59. – № 6. – С. 826–831.

