

Оригинальная статья / Original article
УДК 574.32
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-1-1



Особенность формирования онтогенетической структуры ценопопуляции и семенная продуктивность *Sanguisorba officinalis* в условиях лесной и лесостепной растительности Среднего Поволжья

Светлана А. Дубровная, Ландыш З. Хуснетдинова, Ольга А. Тимофеева

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

Контактное лицо

Дубровная Светлана Алексеевна, к.б.н., доцент,
кафедра биологического образования,
Казанский (Приволжский) федеральный
университет; 420000 Россия, г. Казань,
ул. Кремлевская, 18.
Тел. +79871881266
Email sdubrovnaya@inbox.ru
ORCID <http://orcid.org/0000-0001-5700-4203>

Формат цитирования

Дубровная С.А., Хуснетдинова Л.З., Тимофеева
О.А. Особенность формирования
онтогенетической структуры ценопопуляции и
семенная продуктивность *Sanguisorba officinalis*
в условиях лесной и лесостепной растительности
Среднего Поволжья // Юг России: экология,
развитие. 2024. Т.19, N 1. С. 8-17. DOI:
10.18470/1992-1098-2024-1-1

Получена 7 марта 2023 г.
Прошла рецензирование 4 июня 2023 г.
Принята 25 сентября 2023 г.

Резюме

Цель работы – изучить особенности жизненного цикла *Sanguisorba officinalis* в различных типах растительности Республики Татарстан. Использованы традиционные методы изучения ценопопуляции, проведен анализ календарного возраста растений различных онтогенетических состояний, изучена потенциальная и реальная семенная продуктивность.

В условиях широколиственного леса на основе медленно развивающихся растений *S. officinalis* формировалась молодая нормальная популяция, в условиях открытых сообществ – молодые ценопопуляции на основе интенсивных процессов семенного размножения, что позволяет использовать данные ценопопуляции для дальнейшего изучения. Преобладание в условиях широколиственного леса длительно живущих вегетативных и имматурных растений связано с затруднениями перехода особей к половому размножению, поддержание численности осуществлялось за счет вегетативного разрастания и размножения. При ухудшении эколого-ценотических условий у растений не развивались надземные побеги, формировались регрессивно-квазисенильные ценопопуляции. Данная стратегия обеспечивала выживание вида на освоенной территории. Семенная продуктивность определялась эколого-ценотическими условиями. На остепненном лугу в Бугульминском районе самый низкий показатель коэффициента семенной продуктивности – 9 %, здесь же отмечался наименьший показатель признака «Число полноценных семян» (средний показатель составил 7), низкая всхожесть семян и энергия прорастания. На поляне широколиственного леса того же района отмечали наибольшие значения этих показателей.

Реализация репродуктивного потенциала *Sanguisorba officinalis* даже в экстремальных условиях, выживание вида в различных типах растительности позволяют предположить, что территория РТ входит в ценоареал вида, что позволяет планировать на территории республики создание плантационных посадок.

Ключевые слова

Онтогенетическая структура, семенная продуктивность, ценопопуляция, *Sanguisorba officinalis*.

Features of the formation of the ontogenetic structure of the cenopopulation and seed productivity of *Sanguisorba officinalis* in the conditions of forest and forest-steppe vegetation of the Middle Volga region, Russia

Svetlana A. Dubrovnaya, Landysh Z. Khusnetdinova and Olga A. Timofeeva

Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, Russia

Principal contact

Svetlana A. Dubrovnaya, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Department of Biological Education, Institute of Fundamental Medicine and Biology, Kazan (Volga region) Federal University; 18 Kremlyovskaya St, Kazan, Russia 420000.

Tel. +79871881266

Email sdubrovnaya@inbox.ru

ORCID <http://orcid.org/0000-0001-5700-4203>

How to cite this article

Dubrovnaya S.A., Khusnetdinova L.Z., Timofeeva O.A. Features of the formation of the ontogenetic structure of the cenopopulation and seed productivity of *Sanguisorba officinalis* in the conditions of forest and forest-steppe vegetation of the Middle Volga region, Russia. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(1):8-17. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-1-1

Received 7 March 2023

Revised 4 June 2023

Accepted 25 September 2023

Abstract

The purpose of this work is to study the features of the life cycle of *Sanguisorba officinalis* in various types of vegetation in the Republic of Tatarstan, Russia.

We used traditional methods for studying the cenopopulation, analysis of the calendar age of plants of various ontogenetic states, and potential and actual seed productivity.

Under broad-leaved forest conditions, a young normal population was formed on the basis of slowly developing plants. In conditions of open communities, young cenopopulations were formed on the basis of intensive seed reproduction processes. The young cenopopulation can be recommended for further study in biomass exploitation. The predominance of long-lived vegetative and immature plants in the conditions of a broad-leaved forest is associated with difficulties in the transition of individuals to sexual reproduction. The maintenance of numbers is carried out through vegetative growth and reproduction. With deterioration of ecological and coenotic conditions, above-ground shoots were not formed but regressive-quasisenile coenopopulations were formed. Seed productivity was determined by ecological and cenotic conditions. On the steppe meadow of the Bugulma district, the lowest seed productivity index was 9 %. The lowest indicator of the trait "Number of full-fledged seeds" (the average indicator was 7), low seed germination and germination energy were also noted there. The highest values of these indicators were noted in glades of the broad-leaved areas of the same region.

The realization of the reproductive system of *Sanguisorba officinalis* even under extreme conditions and the survival of the species in various types of vegetation suggest that the territory of the Republic of Tatarstan is included in the ceno-area of the species. This will permit the creation of plantations in the republic.

Key Word

Ontogenetic structure, seed productivity, cenopopulation, *Sanguisorba officinalis*.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящий момент изучение пространственно-онтогенетической структуры ценопопуляции является неотъемлемой частью при проведении ресурсо-ведческих исследований, при выявлении эталонных растительных участков, обеспечивающих поддержание и восстановление биоразнообразия на трансформированных ландшафтах, при создании плантационных культур, способствующих поддержанию численности и генетического полиморфизма естественных популяций ресурсных видов. Анализ онтогенетической структуры ценопопуляции рассматривается в качестве важного показателя, который позволяет оценить степень благополучия вида в сообществе [1], выявить наиболее уязвимые этапы жизненного цикла, лимитирующие устойчивое существование вида в растительном сообществе.

Онтогенетическая структура ценопопуляций; инвазионная, нормальная, регрессивная, инвазионно-регрессивная [1] – не всегда отражает механизмы которые определяют ее формирование. Сходные типы ценопопуляции могут быть получены на основе прямо противоположных явлений. В то же время, в рамках ресурсоведческих исследований получение более полной информации о процессах в популяциях позволяет определить перспективы ее использования; вовлечение в ресурсные циклы или ограничение воздействия на популяцию для сохранения позиции вида в сообществе. В этой связи важным направлением исследования является выявление механизмов формирования онтогенетической структуры, учет доминирующего класса развития особей в ценопопуляции при классификации онтогенетической структуры. Классы развития растений были выделены Л.А. Жуковой [2] в рамках концепции поливариантности онтогенеза, где было показано, что даже в условиях посадок, при создании оптимальных условий у особей одного и того же календарного возраста фиксируется разная скорость прохождения онтогенеза.

Цель работы – изучить особенности жизненного цикла *Sanguisorba officinalis* в различных типах растительности Республики Татарстан.

В рамках поставленной цели решались следующие задачи:

1. Оценить возможность использования календарного возраста растений для интерпретации состояния вида в сообществе.
2. Изучить влияние эколого-ценотических условий на реализацию семенной продуктивности *Sanguisorba officinalis* в различных типах растительности РТ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования – кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.). Растение короткокорневищной жизненной формы, широко используется в официальной медицине, циркумполярный, полизонный вид, имеет широкий ареал распространения. Произрастает на лугах разного режима увлажнения, степных сообществах, светлых лесах. Растение преимущественно северных и средних широт. На территории России *S. officinalis* распространена повсеместно, в Западной и Восточной Сибири, на Урале и Дальнем Востоке. На европейской части страны естественные

местообитания вида существенно сократились. Изолированные местонахождения находятся на юге Средней Азии (в горах Тянь-Шаня), в Крыму и на Кавказе [3]. В пределах Республики Татарстан (РТ), где современное состояние растительности представляет собой сильно трансформированный природный комплекс с практически сведенными лесами, распаханными степными участками и наиболее продуктивными луговыми угодьями, кровохлебка встречается малочисленными популяциями на низинных лугах, на опушках и полянах, в поймах крупных рек.

Район исследования

Исследования проводились в различных районах РТ, в Республике Марий Эл (РМЭ). Краткая характеристика исследуемых местообитаний составлена на основе базовой растровой карты зонально-провинциальных групп растительных формаций Волжского бассейна [4].

Климатические показатели разных сезонов характеризовались значительной вариабельностью. В апреле 2022 г. количество осадков в несколько раз превышало средне-многолетние показатели. Основные климатические показатели представлены в таблице 2.

Были использованы основные популяционно-онтогенетические подходы [1]. Определение календарного возраста растений проведено путем подсчета симподиальных участков корневища. Большой объем выборки позволил оценить соотношение календарного и онтогенетического возраста для растений всех онтогенетических состояний в ценопопуляции пойменного луга (ЦП 4) и под пологом широколиственного леса (ЦП 5). Для растений остальных местообитаний оценивали календарный возраст растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния. Развитие растений оценивали на основе показателя медианы признака «Календарный возраст растений». Методологической основой такого подхода является представление о разной продолжительности стадий онтогенеза, концепции стадийно-возрастной структуры ценопопуляции, когда среди растений одной стадии (состояния онтогенеза) встречаются особи разного хронологического возраста [5].

В работе следовали рекомендациям по определению семенной продуктивности травянистых растений [6]. Энергию прорастания и всхожесть семян определяли весной в лабораторных условиях после семи месяцев хранения [7; 8]. Поскольку для кровохлебки характерны односемянные плоды, потенциальную (ПСП) и реальную семенную продуктивность (РСП) определяли в расчете на соцветие. ПСП – оценивали как число цветков в соцветии, РСП – как число полноценных семян от всех заложённых цветков. Кроме того, отмечали семена, которые на момент наблюдения не достигли полноценных размеров. Определяли коэффициент семенной продуктивности ($K_{сп}$) = $РСП/ПСП \times 100 \%$.

При отсутствии нормального распределения выборки оценивали медиану (Me). Для проверки гипотезы о равенстве генеральных средних двух независимых выборок использовали непараметрический критерий Уилкоксона-Манна-Уитни. В работе использованы стандартные обозначения уровня значимости: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Таблица 1. Краткая характеристика местообитаний**Table 1.** Characteristics of habitats

Фитоценологические единицы Phytocenological units		Естественно-исторический район РТ и РМЭ Natural-historical region of the Republics of Tatarstan and Mari El	Местообитание Habitat
Зональные типы Zone types	Подзональные Подтипы Subzonal subtypes		
Широколиственные леса Broad-leaved forests	Северо- лесостепные North forest steppe	Район юго-восточной закамской лесостепи (Бугульминский район) Region of the southeastern Zakamsk forest-steppe (Bugulminsky district) Центральный район (западно-закамской) лесостепи (Чистопольский район) Central region of the (West Zakamsk) forest-steppe (Chistopolsky district) Западный предволжский район широколиственных лесов (Апастовский район) Western pre-Volga region of broad-leaved forests (Apastovsky district)	Разнотравно-злаковый остепнённый луг (1 ЦП) Forb-grass steppe meadow (1CP) Поляна в дубняке липово-кленовом (2 ЦП) Glade in broadleaf trees forest (Bugulminsky district) (2 CP) Дубово-березовый лес. Сомкнутость крон 0.6 (5 ЦП) Oak forest with birch. Crown density 0.6. (5 CP) Разнотравно-злаковый остепненный луг на склоне холма юго-западной экспозиции. Ценопопуляция приурочена к выходу грунтовых вод (3 ЦП) Forb-grass steppe meadow on a slope with southwestern exposure. Cenopopulation is confined to the release of groundwater (3 CP)
Сосновые и широколиственно-сосновые леса Pine and broad- leaved-pine forests	Подтаежные Subtaiga	Район сосновых лесов заволжской песчаной низменной равнины (Медведевский район) Area of pine forests of the Zavolzhskaya sandy lowland plain (Medvedevsky district)	Луг в пойме р. Большая Кокшага (4 ЦП) Meadow in the floodplain of the river Bolshaya Kokshaga (4 CP)

Таблица 2. Метеорологические показатели климата Республики Татарстан**Table. 2.** Meteorological indicators of the RT climate

Период наблюдения Observation period	Апрель April	Май May	Июнь June	Июль July	Август August	Сентябрь September
Температура / Temperature						
Средне-многолетняя Long-term average	5,5	11,5	18,1	20,2	17,6	11,7
2020	5,2	13,7	16,8	22,2	17,3	13,3
2021	6,6	18,1	22,4	22,0	22,3	9,8
2022	5,8	10,1	18,1	21,6	23,3	11,8
Осадки / Precipitation						
Средне-многолетняя Long-term average	30	41	63	67,0	60	52
2020	60	66	74	69	98	24
2021	33	20	21	81	9	59
2022	116	69	25	86	0	67

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях искусственных посадок растения зацветали на второй год, в условиях естественных сообществ – на третий, хотя доля таких растений не велика (3,0 %) (рис. 1). Показатель медианы календарного возраста растений виргинильного онтогенетического состояния составил – 4,5, средневозрастного генеративного – 6.

В условиях низкой освещенности широколиственного леса развитие растений несколько замедлялось (рис. 2). Показатель медианы календарного возраста растений виргинильного онтогенетического состояния составил – 6,0, средневозрастного генеративного – 8,0.

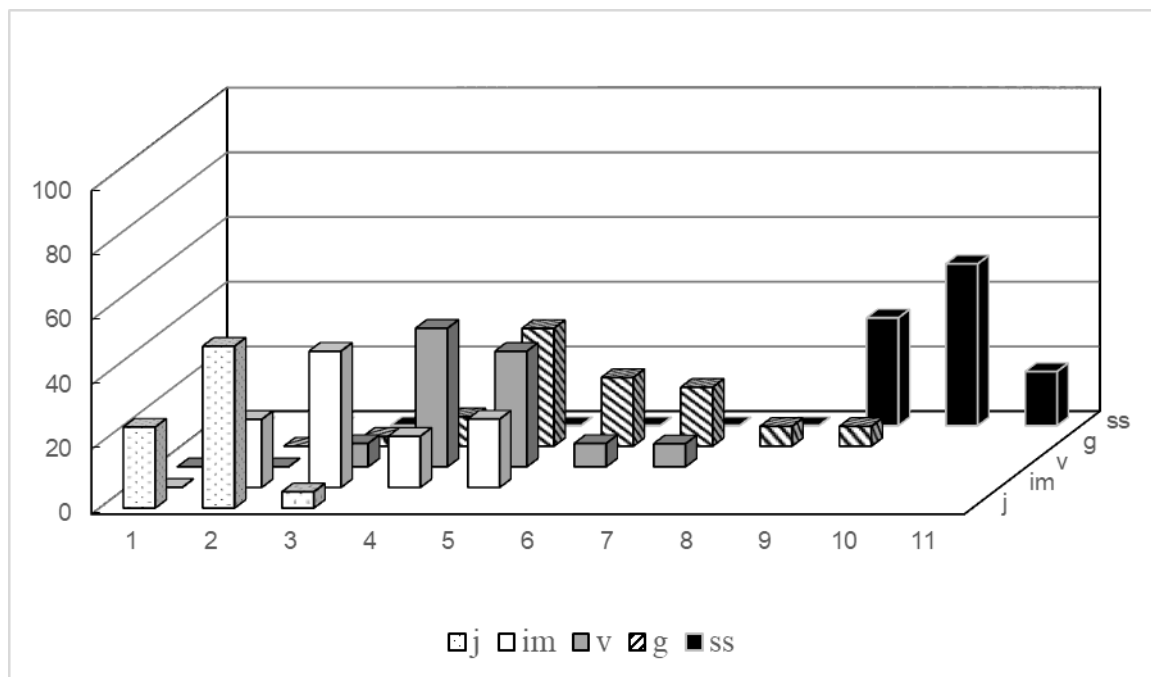


Рисунок 1. Распределение по классам признака календарный возраст растений различных онтогенетических состояний на пойменном лугу (ЦП 4)

Примечание: по оси абсцисс – календарный возраст растений (годы); по оси ординат – доли особей различных онтогенетических групп (%): im – имматурные, v – виргинильные, g – генеративные

Figure 1. Class distribution of the trait calendar age of plants of various ontogenetic states in a floodplain meadow (CP 4)

Note: along the vertical axis – calendar age (years); along the horizontal axis – shares of individuals of different ontogenetic groups (%): im – immature, v – virginile, g – generative

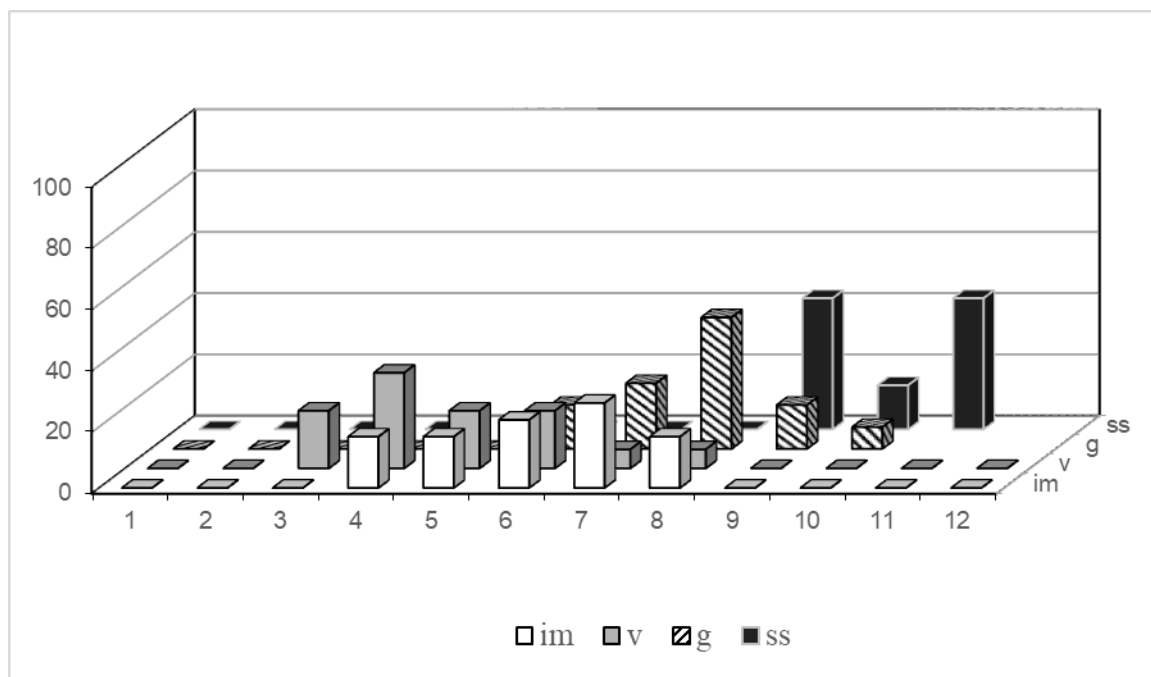


Рисунок 2. Распределение по классам признака календарный возраст растений различных онтогенетических состояний в широколиственном лесу (5 ЦП)

Примечание: по оси абсцисс – календарный возраст растений (годы); по оси ординат – доли особей различных онтогенетических групп (%): im – имматурные, v – виргинильные, g – генеративные

Figure 2. Class distribution of the trait calendar age of plants of various ontogenetic states in a broadleaf forest (CP 5)

Note: along the vertical axis – calendar age (years); along the horizontal axis – shares of individuals of different ontogenetic groups (%): im – immature, v – virginile, g – generative

Во всех ценопопуляциях был выявлен нормальный тип онтогенетической структуры. На лугах различного типа увлажнения и на поляне широколиственного леса формировался центрированный тип онтогенетического спектра (рис. 3). Согласно классификации [1], ценопо-

пуляции характеризовались как «молодые» или «переходные» (табл. 3). Под пологом широколиственного леса отмечался левосторонний тип спектра. Ценопопуляция по классификации Животовского [1] также характеризовалась как «молодая». В то же время,

под пологом леса левосторонний тип спектра формировался на основе медленно развивающихся растений. Высокая доля прегенеративных растений связана с затруднением перехода особей к половому размножению, в то время как в условиях открытых сообществ высокая доля растений прегенеративного

периода связана с успешными процессами поддержания численности в процессе полового размножения. Именно последние ценопопуляции могут быть рекомендованы для дальнейшего изучения в ресурсоэкологических целях.

Таблица 3. Демографические показатели ценопопуляций *S. officinalis*
Table 3. Demographic indicators of cenopopulations of *S. officinalis*

Местообитание Habitat	Показатели Indicators		Тип ценопопуляции Type of cenopopulation	Календарный возраст средневозрастных генеративных растений (g2) Calendar age of mature generative plants (g2)	Экологи- ческая плотность Ecological density
	Дельта Delta	Омега Omega			
1 CP	0,392	0,691	Переходная Transitional	6,5	4,1
2 CP	0,282	0,339	Молодая Young	4,5	3,6
3 CP	0,443	0,627	Переходная Transitional	5,0	5,2
4 CP	0,211	0,501	Молодая Young	6,0	7, 3
5 CP	0, 245	0,438	Молодая Young	8,0	2,1

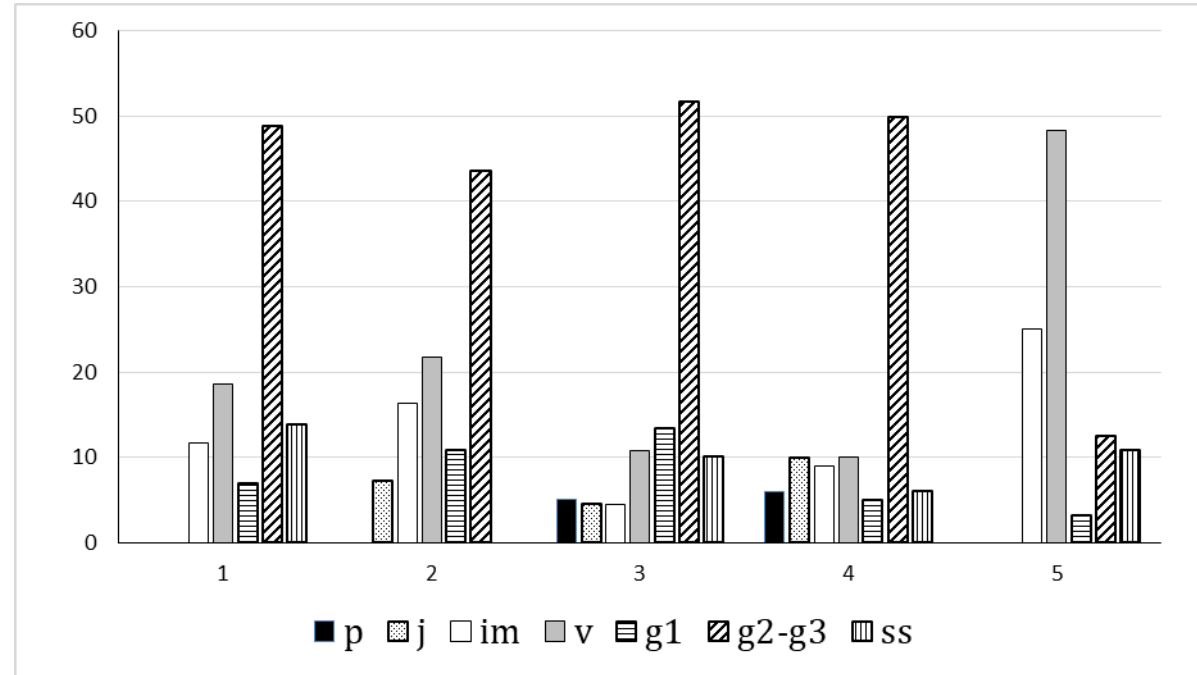


Рисунок 3. Онтогенетическая структура *S. officinalis*

Примечание: по оси абсцисс – онтогенетические спектры; по оси ординат – доли участия (%) растений определенных онтогенетических групп. Местообитания; 1. степенный луг Бугульминского района; 2. поляна широколиственного леса Бугульминского района; 3. степенный луг на склоне Апастовского района; 4. пойменный луг Медведевского района; 5. широколиственный лес Чистопольского района

Figure 3. Ontogenetic structure of *S. officinalis*

Note: along the vertical axis – ontogenetic spectra; along horizontal axis – percentage of participation (%) of plants of certain ontogenetic groups. Habitat; 1. steppe meadow (Bugulminskiy district); 2. Broad-leaf tree forest glade (Bugulminskiy district); 3. steppe meadow on slope (Apastovskiy district); 4. floodplain meadow (Medvedevskiy district); 5. Broad-leaf tree forest (Chistopolskiy district)

В существующей классификации онтогенетической структуры ценопопуляции заложен как принцип развития (последовательный переход из одного онтогенетического состояния в другой), так и принцип соответствия биолого-экологического потенциала вида условиям биоценоза. Устойчивое состояние популяции

определяется не столько динамическими процессами, которые в них протекают, сколько процессами, происходящими в растительных сообществах [9]. Однако, анализ динамических процессов позволяет выявить механизм адаптации к изменяющимся условиям среды, причины, определяющие становление

той или иной онтогенетической структуры ценопопуляции. Л.А. Жуковой [2] отмечалось, что различное соотношение в ценопопуляциях классов ускоренного, нормального, замедленного развития непосредственно определяет ее онтогенетическую структуру, что, на наш взгляд, следует учитывать в классификации онтогенетических спектров. При отсутствии длительного мониторинга за развитием растений в естественных сообществах календарный возраст преобладающей онтогенетической группы позволяет судить о развитии растений. В нашем случае на лугах – формировалась молодая ценопопуляция *S. officinalis* на основе нормального класса развития особей, а в условиях широколиственных лесов формировалась молодая ценопопуляция на основе особей замедленного развития (рис. 2). Такую ценопопуляцию можно охарактеризовать как нормальную молодую замедленного развития. Высокая доля растений, не способных перейти к половому размножению не позволяет использовать такие ценопопуляции в ресурсоведческих целях, но отражает адаптивный потенциал вида. Длительное пребывание в вегетативном состоянии является важным стратегическим признаком, направленным на сохранение вида в пределах освоенной территории [10], что важно для кровохлебки в условиях систематической смены типов растительности лесостепной зоны. О способности кровохлебки выживать в экстремальных условиях достаточно наглядно говорят результаты многолетних наблюдений за популяцией в сосняке костяничном РТ (участок ежегодного проведения полевых практик со студентами биологами КФУ, где при ухудшении режима увлажнения растения кровохлебки не развивали надземные побеги – ценопопуляция перешла в состояние покоя. Растения, переходящие в состояние покоя, определялись Л.А. Жуковой как квазисенильные. Появление надземных побегов кровохлебки с листьями идентичными растениям имматурного и виргинильного онтогенетических состояний было отмечено через

четыре года, в сезоне 2022 года, который характеризовался большим количеством выпавших осадков в первой половине вегетационного периода. Таким образом, при ухудшении эколого-ценотической обстановки для кровохлебки характерен переход особей в квазисенильное состояние. Согласно определениям [11], переход особей в квазисенильное состояние – это преобладание все усиливающегося процесса старения. Ценопопуляцию кровохлебки в сосняке костяничном можно отнести к типу регрессивных ценопопуляций, а учитывая класс развития особей – в регрессивно-квазисенильную.

Анализ онтогенетической структуры показал, что проростки и особи ювенильного онтогенетического состояния были выявлены только в условиях луговых фитоценозов с хорошим режимом увлажнения (ЦП 3, 4). Для изучения репродуктивной системы кровохлебки лекарственной была изучена семенная продуктивность вида и процесс прорастания семян. Проведенные нами исследования показали, что процесс завязывания семян отмечался во всех ценопопуляциях, приуроченных к хорошо освещенным сообществам. В пределах изученных ценопопуляций РТ такие показатели, как «Число семязачатков» (ПСП) не различались, но сам процесс формирования семян в значительной степени определялся эколого-ценотическими условиями. В популяциях РТ показатель потенциальной семенной продуктивности был почти вдвое ниже, чем аналогичный показатель в популяции пойменного луга РМЭ. В то же время, показатель «Масса ста семян» в условиях пойменного луга РМЭ был вдвое ниже, чем в популяциях РТ (табл. 4). В природных популяциях кровохлебки показатель «Масса тысячи семян» может варьировать от 1,09 до 8,33 г [8]. Исследования показали [12] наличие зависимости между массой семян и размером популяции. Однако авторами было отмечено, что данная зависимость в большей степени определяется условиями местообитания.

Таблица 4. Показатели семенной продуктивности *S. officinalis* (Ме, %)

Table 4. Indicators of seed productivity of *S. officinalis* (Me, %)

Местообитание Habitat	Бугульма (остепненный луг) 1 ЦП Bugulma (steppe meadow) CP 1	Бугульма (поляна в широколиственном лесу) 2 ЦП Bugulma (broadleaf tree forest glade) CP 2	Апастово (остепненный луг) 3 ЦП Apastovo (steppe meadow) CP 3	Старожильск (пойменный луг) 4 ЦП Starozhilsk (floodplain meadow) CP 4	P
Показатели Indicators					
Число семязачатков, шт. (ПСП) Number of ovules per floret, pcs	74	76	75,5	123	1/4***, 2/4***, 3/4***
Число соцветий на цветоносном побеге, шт. Number of inflorescences on a flowering shoot, pcs	5,3	10,3	6,4	15,5	1/2*; 1/3***, 1/4***, 2/3**, 3/4***
Масса ста семян (г) Weight of one hundred seeds (g)	0,22	0,21	0,2	0,1	1/4***, 2/4***, 3/4***
Число неполноценных семян, шт. Number of defective seeds, pcs	43	30	43	91,5	1/4***, 1/2*; 2/4***, 3/4***, 1/3*

Число незрелых семян, шт.					
Number of immature seeds, pcs	12	22	17,5	20,5	1/2** 1/4**
Число полноценных семян, (РСП) шт.					
Number of good seeds	7	25	13,5	17,5	1/2***, 2/3***, 1/4***, 3/4***
Real seed productivity, pcs					
Ксп (%)					
Ratio of seed productivity (%)	9	30	17	13	
Энергия прорастания (%)					
Germination energy (%)	5	45	34	28	
Доля зараженных семян (%)					
Proportion of infected seeds (%)	11	32	20	69	
Всхожесть семян (%)					
Seed germination (%)	23	45	38	31	

Обращает внимание, что показатели семенной продуктивности ценопопуляции остепненных лугов характеризуются большим сходством, чем показатели в популяциях кровохлебки, расположенных на границе леса и луга, которые в некоторых случаях проявляли сходный тренд (табл. 4). Вероятно, условия открытых сообществ, высокая освещенность, сухость воздуха негативно влияют на реализацию репродуктивной сферы, формирование полноценных семян.

Анализируя динамику снижения семенной продуктивности можно отметить, что уже на этапе завязывания семян отмечается влияние эколого-ценотических условий. Наибольшее число нереализованных семян отмечалось на остепненном лугу в Бугульминском районе, здесь же отмечался наимень-

ший показатель признака «Число полноценных семян» (средний показатель составил 7) и самый низкий показатель Ксп 9 % (табл. 4). В то же время, в широколиственном лесу того же района отмечается наиболее высокий показатель семенной продуктивности.

Анализируя процесс прорастания семян можно отметить, что отмечался быстрый характер прорастания семян в короткий временной интервал (рис. 4). В то же время, семенам, собранным на остепненном лугу, требовался более длительный временной интервал для прорастания. Вероятно, высокая концентрация абсцизовой кислоты, синтезируемая в условиях засухи материнскими растениями, способствовала накоплению ее в семенах, замедляя их прорастание, и сдерживая развитие плесневых грибов [13].

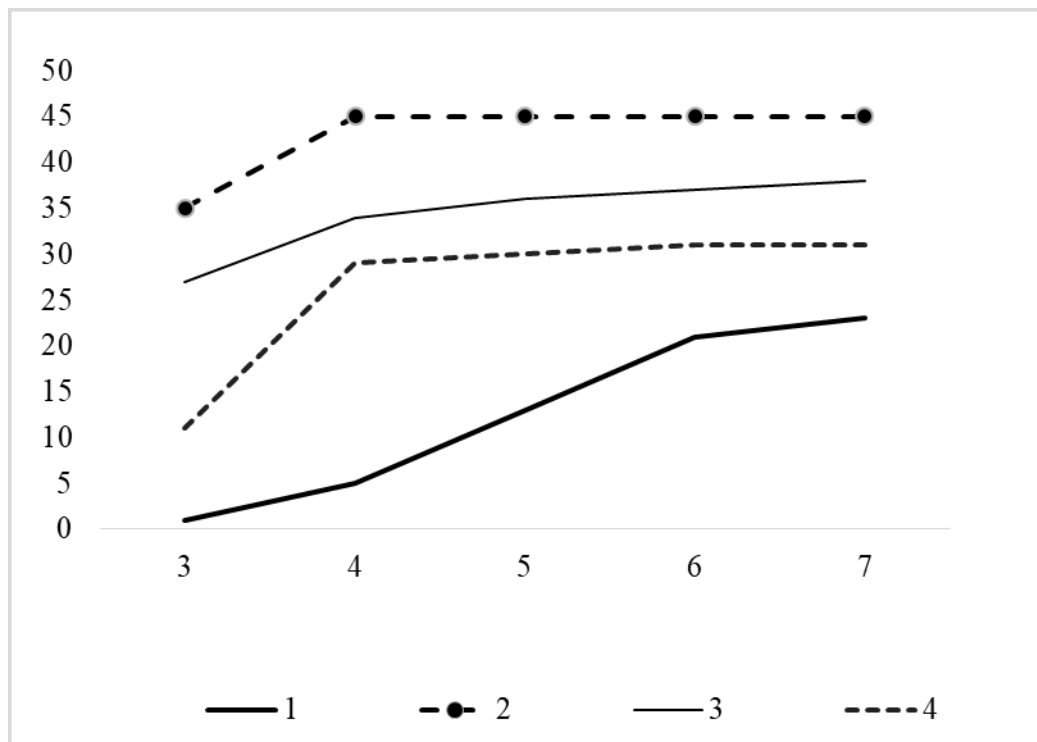


Рисунок 4. Динамика прорастания семян кровохлебки *S. officinalis*

Примечание: по оси абсцисс – сроки наблюдения (дни); по оси ординат – число проросших семян.

Местообитания: 1. остепненный луг Бугульминского района; 2. поляна широколиственного леса Бугульминского района; 3. остепненный луг на склоне Апастовского района; 4. пойменный луг Медведевского района

Figure 4. Dynamics of *S. officinalis* seed germination in the cenopopulations studied

Note: along the vertical axis – observation time (days); along the horizontal axis – number of germinated seeds.

Habitat: 1. steppe meadow (Bugulminskiy district); 2. Broad-leaf tree forest glade (Bugulminskiy district);

3. steppe meadow on slope (Apastovskiy district); 4. floodplain meadow (Medvedevskiy district)

На третий день из посаженных семян ценопопуляции остепненного луга проросло только одно семя. В других местообитаниях можно наблюдать быстрый характер прорастания семян. Энергия прорастания на третий день варьировала от 11 до 38 %. Однако, на третий и четвертый день уже фиксировали большое число пораженных семян плесневыми грибами. Наибольший показатель был характерен для растений пойменного луга. Здесь на седьмой день все растения, которые не проросли, были поражены плесневыми грибами. Химический состав семян (фенольные соединения и др.) способствуют их защите от грибных и бактериальных заболеваний [8]. Вероятно, быстрое прорастание семян и активизация физиологических процессов – механизм защиты от патогенных вредителей. В 2022 г., который характеризовался высокими показателями выпавших осадков ювенильные растения были нами обнаружены везде, кроме широколиственного леса.

В целом можно отметить невысокие показатели семенной продуктивности вида и высокую зависимость процесса от эколого-ценотических условий. Вероятно, это одна из причин существенного уменьшения активности вида в пределах освоенного ландшафта. В то же время, способность *S. officinalis* выживать при смене типов растительности отражает ее высокую способность удерживать занятую территорию.

ВЫВОДЫ

Проведенные исследования показали, что онтогенетическая структура ценопопуляции определялась особенностью развития растений в конкретных эколого-ценотических условиях. Один и тот же тип ценопопуляции был получен на основе прямо-противоположных процессов. Так, молодая ценопопуляция в широколиственном лесу была сформирована в процессе замедленного развития растений (молодая, замедленного развития), а на пойменном лугу – в процессе интенсивного полового размножения, что способствовало накоплению в ценопопуляции молодых растений имматурного и виргинильного онтогенетических состояний (молодая, нормального развития). При ухудшении освещенности и влажности отмечался переход особей в неактивное состояние и формирование регрессивно-квазисенильной ценопопуляции. Использование в классификации онтогенетической структуры особенности развития растений позволяет объяснить механизм их формирования.

Адаптация вида в условиях трансформированного ландшафта связана с биологической особенностью вида – вариабельностью способов поддержания численности популяции, что позволяет выживать как на открытых луговых фитоценозах, так и лесных фитоценозах. В оптимальных условиях отмечается быстрый переход к половому размножению и длительное пребывание в средневозрастном генеративном состоянии (3–9 лет), что обеспечивает пополнение ценопопуляции новыми особями. В условиях лесных фитоценозов для вида характерно удержание территории за счет вегетативного разрастания и размножения или же перехода в состояние покоя при ухудшении условий.

В изученных популяциях кровохлебки в РТ наиболее стабильным оставался показатель «Масса ста семян». Семенная продуктивность определялась

эколого-ценотическими условиями. Минимальные показатели семенной продуктивности отмечались на остепненном лугу; коэффициент семенной продуктивности (Ксп) составил 9 %, низким был показатель «Энергия прорастания» – 5 % и показатель «Всхожесть» – 23 %. Максимальные показатели семенной продуктивности отмечались на поляне широколиственного леса того же района; (Ксп) составил 30 %, «Всхожесть» 45 %.

Реализация репродуктивного потенциала *S. officinalis* даже в экстремальных условиях, выживание вида в различных типах растительности позволяют предположить, что территория РТ входит в ценоареал вида, что позволяет планировать на территории республики создание плантационных посадок.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030).

ACKNOWLEDGMENT

This paper has been supported by the Kazan Federal University Strategic Academic Leadership Programme (PRIORITY-2030).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Osmanova G.O., Zhivotovsky L.A. The ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations // Biology bulletin. 2020. V. 47. P. 141–148. DOI: 10.1134/s1062359020020053
- Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. N 4. С. 450–461.
- Кучеров И.Б., Щукина К.В., Татаренко И.В. и др. Кровохлебковые пойменные луга на енисейском долготном градиенте // Ботанический журнал. 2020. Т. 105. N 12. С. 1169–1190. DOI: 10.31857/S0006813620120133
- Коломыц Э.Г. Углеродный баланс и устойчивость лесных экосистем при глобальных изменениях климата. Экологические ресурсы бореальных лесов. Москва: Наука, 2020. 424 с.
- Logofeta D.O., Ulanovab N.G. From Population Monitoring to a Mathematical Model: A New Paradigm of Population Research // Biology Bulletin Reviews. 2022. V. 12. N 3. P. 279–303. DOI: 10.1134/S2079086422030057
- Курдюкова О.Н., Тыщук Е.П. Методика определения семенной продуктивности сорных растений // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. N 1. С. 130–138. DOI: 10.1134/S0033994619010072
- Holloway P., Matheke G. Seed Germination of Burnet, *Sanguisorba* spp. // Native Plants Journal. 2003. V. 4. Iss. 2. P. 95–99. DOI: 10.3368/nj.4.2.95
- Bunse M., Stintzing F., Kammerer D. Morphology and phytochemistry of *Sanguisorba officinalis* L. seeds (Rosaceae) // Journal of Applied Botany and Food Quality. 2021. V. 94. P. 92–98. DOI: 10.5073/JABFQ.2021.094.011
- Сулей М. Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. Москва: Мир, 1989. 224 с.
- Körner C. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems // Alpine Plant Life. 2021. DOI: 10.1007/978-3-030-59538-8

11. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квасисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45. N 2. С. 216–225.
12. Musche M., Settele J., Durka W. Genetic population structure and reproductive fitness in the plant *Sanguisorba officinalis* in populations supporting colonies of an endangered Maculinea butterfly // International Journal of Plant Sciences. 2008. V. 169. N 2. P. 253–262. DOI: 10.1086/524112
13. Бабоша А.В. Влияние абсцизовой кислоты на восприимчивость листьев пшеницы к возбудителю мучнистой росы *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* // Журнал сибирского федерального университета. Биология. 2020. Т. 13. Вып. 2. С. 164–172. DOI: 10.17516/1997-1389-0316

REFERENCES

1. Osmanova G.O., Zhivotovsky L.A. The ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. *Biology bulletin*, 2020, vol. 47, pp. 141–148. DOI: 10.1134/s1062359020020053
2. Zhukova L.A., Komarov A.S. Polyvariance of ontogeny and dynamics of plant coenopopulations. *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of General Biology]. 1990, vol. 51, no. 4, pp. 450–461. (In Russian)
3. Kucherov I.B., Shchukina K.V., Tatarenko I.V., et al. Burnet grass floodplain meadows on the Euro-Siberian longitudinal gradient. *Botanical journal*, 2020, vol. 105, no. 12, pp. 1169–1190. (In Russian) DOI: 10.31857/S0006813620120133
4. Kolomyts E.G. *Uglerodnyi balans i ustoichivost' lesnykh ekosistem pri global'nykh izmeneniyakh klimata. Ekologicheskie resursy boreal'nykh lesov* [Carbon balance and sustainability of forest ecosystems under global climate change. Ecological resources of boreal forests]. Moscow, Nauka Publ., 2020, 424 p. (In Russian)
5. Logofeta D.O., Ulanovab N.G. From Population Monitoring to a Mathematical Model: A New Paradigm of Population Research. *Biology Bulletin Reviews*, 2022, vol. 12, no. 3, pp. 279–303. DOI: 10.1134/S2079086422030057
6. Kurdyukova O.N., Tyshchuk Ye.P. Methodology for determining the seed productivity of weeds. *Plant Resources*, 2019, vol. 55, no. 1, pp. 130–138. (In Russian) DOI: 10.1134/S0033994619010072
7. Holloway P., Matheke G. Seed Germination of Burnet, *Sanguisorba* spp. *Native Plants Journal*, 2003, vol. 4, iss. 2, pp. 95–99. DOI: 10.3368/npj.4.2.95
8. Bunse M., Stintzing F., Kammerer D. Morphology and phytochemistry of *Sanguisorba officinalis* L. seeds (Rosaceae). *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 2021, vol. 94, pp. 92–98. DOI: 10.5073/JABFQ.2021.094.011
9. Sulei M. *Zhiznesposobnost' populyatsii: prirodookhrannyye aspekty* [Population viability: conservation aspects]. Moscow, Mir Publ., 1989, 224 p. (In Russian)
10. Körner C. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. *Alpine Plant Life*, 2021. DOI: 10.1007/978-3-030-59538-8
11. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Istomina I.I. Quasi-senility as one of the manifestations of plant phytocenotic tolerance. *Zhurnal obshchei biologii* [Journal of general biology]. 1984, vol. 45, no. 2, pp. 216–225. (In Russian)
12. Musche M., Settele J., Durka W. Genetic population structure and reproductive fitness in the plant *Sanguisorba officinalis* in populations supporting colonies of an endangered Maculinea butterfly. *International Journal of Plant Sciences*, 2008, vol. 169, no. 2, pp. 253–262. DOI: 10.1086/524112
13. Babosha A.V. The effect of abscisic acid on the susceptibility of wheat leaves to the powdery mildew pathogen *Blumeria graminis* f. sp. *tritici*. *Journal of the Siberian Federal University*, 2020, vol. 13, iss. 2, pp. 164–172. (In Russian) DOI: 10.17516/1997-1389-0316

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Авторы совместно принимали участие в сборе, анализе и подготовке материала. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

The authors jointly participated in the collection, analysis and preparation of the material. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Светлана А. Дубровная / Svetlana A. Dubrovnyaya <http://orcid.org/0000-0001-5700-4203>
 Ландыш З. Хуснетдинова / Landysh Z. Khusnetdinova <http://orcid.org/0000-0002-7867-2013>
 Ольга А. Тимофеева / Olga A. Timofeeva <http://orcid.org/0000-0003-4921-458X>