

УДК 582.4/9–15+[582.4/9:574.21]

С.В. Фёдорова

S.V. Fyodorova

**ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ
RANUNCULUS REPENS L. (RANUNCULACEAE) В МОДЕЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ**

**FEATURES OF FORMATION OF *RANUNCULUS REPENS* L. (RANUNCULACEAE)
POLYCENTRAL SYSTEMS IN A MODEL POPULATION**

С мая по сентябрь 2001 г. в Республике Татарстан проведено исследование особенностей формирования полицентрической системы *Ranunculus repens* в модельной популяции. Поставлен эксперимент на 9 стационарных площадках. Основные принципы: 1) однородная среда; 2) однородная по онтогенетическому состоянию рассада; 3) единая схема размещения растений на площадках 9 экз./м²; 4) невмешательство в процессы роста и развития модельных растений; 5) поддержание чистоты эксперимента посредством периодической прополки. Статистическими методами определена скорость нарастания плагиотропных побегов в полицентрической системе по 4 направлениям (южное, восточное, западное, северное). Прослежена сезонная динамика плотности размещения центров дополнительного почвенного питания и центров дополнительного побегообразования. Выявлены потенциальные возможности *R. repens*.

Сохранение растительности и рациональное использование растительных ресурсов – актуальные экологические проблемы, на решение которых направлено предпринятое исследование. В основу исследования положен эксперимент. Объект исследования *Ranunculus repens* L. (Ranunculaceae) космополит, играющий важную роль в восстановлении нарушенных местообитаний. Вид синантропный, сорный, кормовой, медоносный, перганосный, красильный, лекарственный, имеет декоративные формы и сорта (Растительные ресурсы ..., 1984). Особи *R. repens*, начиная с имматурного онтогенетического состояния и заканчивая субсенильным состоянием, способны формировать систему надземных плагиотропных побегов, имеющую начало в зоне возобновления и/или обогащения (Жукова, 1995). В составе популяционных систем не все особи реализуют потенциальные способности, что обусловлено эндогенными и экзогенными факторами (Любарский, Полуянова, 1984; Фёдорова, 2008). В эксперименте можно добиться того, что не менее 90 % высаженных особей сформируют системы плагиотропных побегов с несколькими центрами побегообразования и почвенного питания (Полуянова, Фёдорова, 1996; Фёдорова, 1998; 2006, 2009). Такие системы названы полицентрическими (Смирнова, 1987). Недолговечность плагиотропных побегов у *R. repens* становится причиной быстрого вегетативного размножения и формирования клона в течение одного вегетационного сезона. Вегетативное потомство передвигается по почве со скоростью нарастания плагиотропных побегов, что является причиной широкого распространения растения. Цель исследования – выявление особенностей формирования полицентрической системы *R. repens* в модельной популяции. Задачи: 1) определить скорость формирования полицентрической системы; 2) определить характер нарастания плагиотропных побегов по сторонам света; 3) определить плотность размещения центров дополнительного почвенного питания и центров дополнительного побегообразования в модельной популяции. Место проведения эксперимента – территория биостанции Казанского университета (774 км Горьковской ж.-д., Республика Татарстан). Период – май-сентябрь 2001 г. В процессе постановки эксперимента учтён опыт выращивания *R. repens* на стационарных площадках в 1992–1999 гг. (Фёдорова, 2008). Основные принципы постановки эксперимента: 1) однородная среда; 2) однородная по онтогенетическому состоянию рассада; 3) единая схема размещения растений на площадках; 4) невмешательство в процессы роста и развития модельных растений; 5) поддержание чистоты эксперимента посредством периодической прополки.

К 12 мая на хорошо освещенном месте для посадки растений были подготовлены 9 стационарных площадок, каждая 1 км². Площадки ограничены кирпичным бортом высотой не выше 15 см. Почва (дерново-подзолистая среднесуглинистая) вскопана на штык лопаты и разрыхлена. Содержание макроэлементов в почве на глубине корнеобитаемого слоя (5–10 см) было: N – 105 мг/кг, P – 69 мг/кг, K – 98 мг/кг. Количество модельных особей – 81 экз. Плотность посадок – 9 экз./м². Схема посадки представлена на рис. 1. В качестве рассады выбраны имматурные особи *R. repens* без плагиотропных побегов из чистой заросли в частично подтопленном полыми водами березняке с подлеском ясеня и клена (*Betula pendula* L.,

Таблица 1

Сезонная динамика показателей активности особей в процессе формирования полицентрической системы *Ranunculus repens* в модельной популяции. Данные 2001 г.

Показатели		Дата					
		6.06.01	17.06.01	27.06.01	9.07.01	27.07.01	6.09.01
Количество ассимилирующих особей (экз.)		80	81	81	80	81	74
Количество полицентрических систем (экз./%)		71 / 89	77 / 95	77 / 95	78 / 97	80 / 99	74 / 100
Длина прироста плагиотропных побегов (см)	n	71	68	57	49	61	63
	M±Δ	61,9±10	29,0±4,3	29,14±4,2	30,3±4,7	77,0±14	134,6±23
	max	386	90	90	99	302	424
	C _v , %	83	74	65	64	84	81
Плотность (шт./м ²) размещения: центров дополнительного побегообразования;	n	9	9	-	-	9	9
	M±Δ	40,3±3,9	-	-	-	46,5±15	86,1±17
	min	30	-	-	-	5	44
	max	51	-	-	-	81	132
центров дополнительного почвенного питания	C _v , %	16	-	-	-	52	33
	M±Δ	6,4±3,1	-	-	-	1,8±1,7	50,3±18
	min	1	-	-	-	0	9
	max	16	-	-	-	8	102
центров дополнительного почвенного питания	C _v , %	78	-	-	-	150	57

Fraxinus excelsior L., *Acer platanoides* L.) на территории биостанции. Пробы серой лесной почвы в березняке были богаты макроэлементами: N – 469 мг/кг, P – 225 мг/кг, K – 275 мг/кг. Наблюдения за состоянием модельных особей включали: 1) измерение прироста плагиотропных побегов с учётом его направления по сторонам света; 2) подсчёт количества центров дополнительного почвенного питания и центров дополнительного побегообразования (рис. 2) на приростах плагиотропных побегов, ориентированных в 4 направлениях (южное, восточное, северное, западное). Направление прироста определено с помощью нехитрого устройства: скрещенные под прямым углом палочки и стрелка в месте перекрестия. Рис. 3 иллюстрирует процесс определения направления прироста. Идея определения направления прироста побегов таким способом заимствована у Е.Л. Любарского (1977). Данные обработаны с помощью пакета программ «Описательная статистика». В таблице 1 (M±Δ) – это среднее с доверительным интервалом на уровне значимости 90 %; C_v, % – коэффициент вариации; min-max – максимальное и минимальное значения. Оценка различий в вариационных рядах, характеризующих приросты плагиотропных побегов по 4 направлениям, проведена с помощью программы «Парный двухвыборочный F-тест для дисперсий»: в таблице 2 представ-

Таблица 2

F-критерий для оценки различий в длине прироста плагиотропных побегов по 4 направлениям в модельной популяции *Ranunculus repens* в вегетационный период

Направление	Северное	Восточное	Южное	Западное
Дата наблюдений	06.06.2001			
Северное		8,25****	3,27****	1,11
Восточное	2,54****		2,52****	7,42****
Южное	2,71****	1,07		2,95****
Западное	1,36*	1,88***	2,01****	
Дата наблюдений	17.06.2001			
Северное		1,21	1,07	1,0
Восточное	2,27****		1,13	1,24
Южное	1,47**	0,65		1,09
Западное	1,45**	1,56**	1,02	
Дата наблюдений	09.07.01			
Северное		1,52**	1,36*	2,11****
Восточное	2,38****		1,11	1,38*
Южное	1,95****	1,21		1,54**
Западное	1,47**	3,51****	2,88****	
Дата наблюдений	06.09.2001			

лены значения F-критерия. Оценка сходства в распределении разных признаков по 4 направлениям проведена с помощью критерия хи-квадрат»: в таблице 3 представлены значения критерия X^2 . Достоверность различий и сходства определена на 4-х уровнях значимости – 90, 95, 99, 99,9 % (в таблицах они отмечены *, **, ***, ****). Программа «Мастер диаграмм» использована для построения лепестковых диаграмм, отражающих: 1) процесс нарастания плагитропных побегов в полицентрической системе с учётом направления прироста; 2) сезонную динамику плотности размещения центров дополнительного побегообразования и центров дополнительного почвенного питания на площадках в зависимости от направления прироста плагитропных побегов.

Высаженные особи *R. repens* подверглись сильному стрессу, поскольку были пересажены в контрастные условия: из леса – на открытое место, из лужи – на сухую почву, из богатой макроэлементами почвы – в бедную. Прохладная погода и периодические дожди благоприятствовали вегетативному росту, и особи, за исключением одной, благополучно приспособились к необычной для них среде (неприжившаяся особь была заменена другой аналогичной). В период исследований влажность почвы на глубине корнеобитаемого слоя не опускалась ниже 9 %. Погода была без засушливых периодов. Признаков формирования генеративных органов у модельных особей не наблюдалось. Формировались вегетативные органы (табл. 1). В первой декаде июня 89 % особей имели плагитропные побеги, ориентированные в северном, южном, восточном и западном направлениях. У 50 % особей уже имелись центры дополнительного почвенного питания. В середине июня 95 % особей представляли собой полицентрические системы, в первой декаде июля – 97 %, в конце июля – 99 %, в первой декаде сентября – 100 %. Активность особей в процессе формирования полицентрической системы в течение сезона менялась, что объясняет высокий уровень варьирования прироста плагитропных побегов. В самое жаркое время (конец июня – июль) процент активно нарастающих плагитропными побегами особей понизился до 65 %, одна из особей потеряла ассимилирующие органы и перешла в состояние покоя на 2 недели. В августе ещё 7 особей перешли в состояние покоя, потеряв плагитропные побеги. Такое явление характерно для *R. repens*. Оно не раз наблюдалось в ранее проведённых экспериментах (Любарский, Полуянова, 1984; Фёдорова, 2008). В первой декаде сентября все ассимилирующие особи представляли собой полицентрические системы. В это время длина прироста плагитропных побегов сильно варьировала в диапазоне 2–424 см. Результаты в таблице 2 дают основание для заключений о том, что в определенные периоды плагитропные побеги полицен-

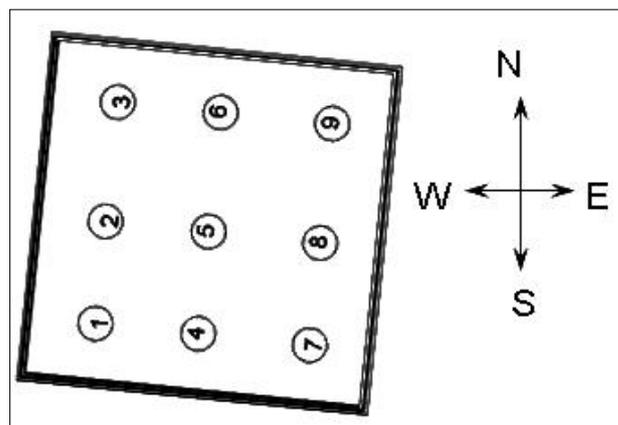


Рис. 1. План экспериментальной площадки с указанием места размещения особей *Ranunculus repens* во время посадок.

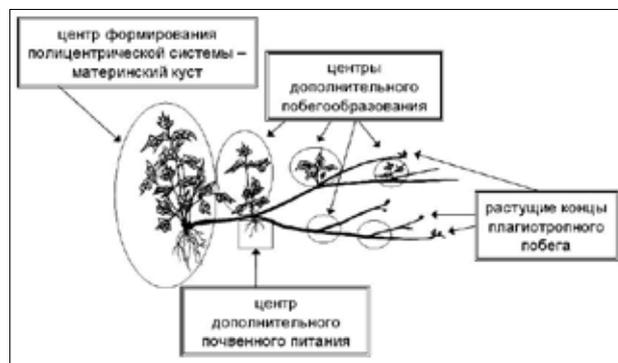


Рис. 2. Составные элементы полицентрической системы *Ranunculus repens* в модельной популяции.

Таблица 3

Критерий хи-квадрат для оценки сходства распределения показателей на рисунках 4–6 (данные 06.09.2001)

Показатели, распределенные по 4 направлениям прироста плагитропных побегов	Пары показателей для оценки	X^2
1 – средняя длина плагитропных побегов; 2 – средняя плотность размещения центров дополнительного побегообразования; 3 – средняя плотность размещения центров дополнительного почвенного питания; 4 – максимальная длина плагитропных побегов; 5 – максимальная плотность размещения центров дополнительного побегообразования; 6 – максимальная плотность размещения центров дополнительного почвенного питания	1 и 2	0,08
	1 и 4	0,7
	2 и 3	1,5
	2 и 5	0,6
	3 и 6	8,28**

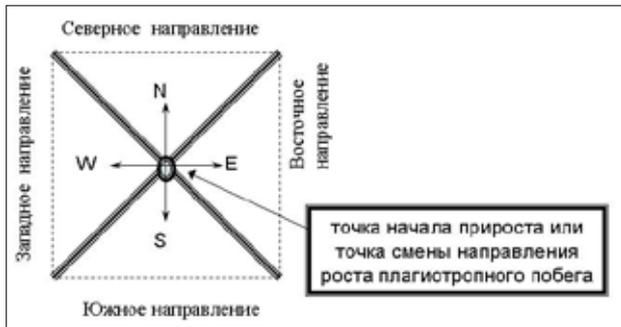


Рис. 3. Схема определения направления роста плагиотропного побега.

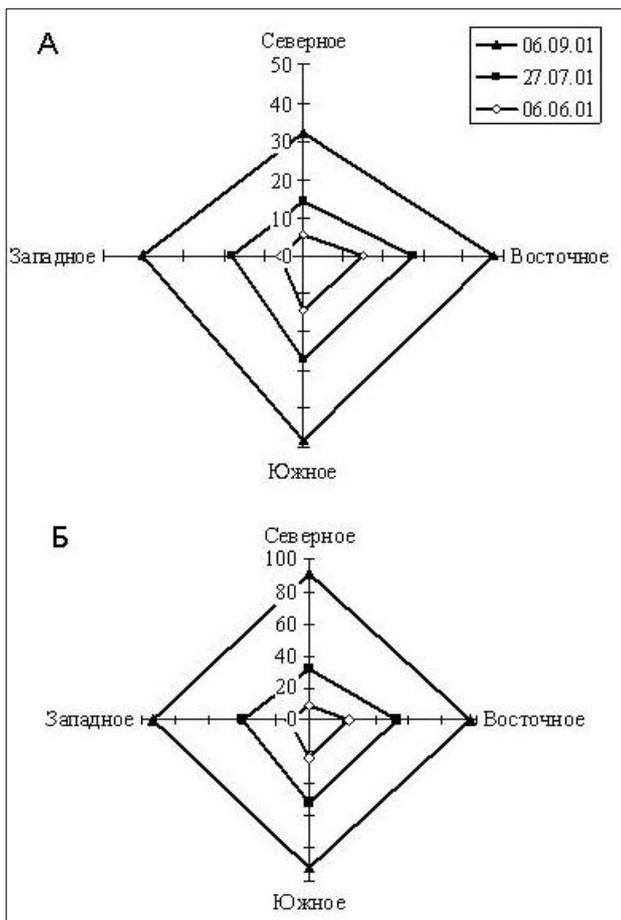


Рис. 4. Сезонная динамика нарастания плагиотропных побегов в полицентрической системе *Ranunculus* с учётом направления прироста. На осях отложены средние (А) и максимальные (Б) значения прироста (см), выявленные в модельной популяции. Данные 2001 г.

трической системы *R. repens* нарастают с одинаковой скоростью: 1) с 6 июня по 6 сентября – в восточном и южном направлениях; 2) с 12 мая по 6 июня – в северном и западном направлениях; 3) с 17 по 27 июня – в северном, южном, западном и восточном направлениях. В остальное время скорость нарастания побегов по сторонам света различная. Рис. 4 А показывает, что в июне-июле быстрее нарастают побеги, ориентированные в южном и восточном направлениях. Позже скорость нарастания побегов в северном и западном направлениях увеличивается. Использование критерия хи-квадрат на последнем этапе наблюдений показало, что длина приростов плагиотропных побегов в полицентрической системе по 4 направлениям сходна (табл. 3). По 27 % длины приходится на побеги, нарастающие в восточном и южном направлениях, 26 и 20 % – на побеги, нарастающих в западном и северном направлениях. Это обусловило равномерное распределение по площадке центров дополнительного побегообразования и центров дополнительного почвенного питания (рис. 5 А, 6 А). Процессы формирования полицентрических систем в модельной популяции *R. repens* привели к тому, что плотность размещения центров дополнительного побегообразования на площадках к началу периода обособления парциальных кустов варьировала в диапазоне 44–132 шт./м². Она была обеспечена функционированием 9–102 центров дополнительного почвенного питания. Рисунки 4Б, 5Б, 6Б дают представление о потенциальных возможностях роста и развития полицентрических систем *R. repens*. Длина плагиотропных побегов, нарастающих в северном направлении, способна достичь 6,7 м, в южном направлении – 6,8 м, в западном – 8,5 м, в восточном – 8,7 м. Максимальное количество центров почвенного питания (64 шт.) в системе связано с нарастанием плагиотропных побегов в северном направлении, а минимальное (18 шт.) – в западном направлении. Для поддержания жизнедеятельности 9-ти полицентрических систем с данными характеристиками необходимо наличие 175 центров дополнительного почвенного питания. В этом случае при равномерном распределении центров дополнительного побегообразования по направлениям прироста плагиотропных побегов (91N+96E+92S+93W) плотность их размещения способна достичь 372 шт./м². Здесь необходимо

отметить, что каждый центр побегообразования полицентрической системы способен сформировать систему придаточных корней, и к концу сезона стать самостоятельным элементом популяционной системы (Барыкина, Пустовойтова, 1973). Результаты опытов, представленные в более ранних публикациях, свидетельствуют о том, что плотность стояния особей в модельной популяции *R. repens* в аналогичных условиях при массовом семенном возобновлении достигает 615 экз./м². По мере саморазвития популяционной системы плотность снижается и в середине третьего вегетационного сезона составляет 327 экз./м², причём, количество полицентрических систем в условиях такой плотности составляет 69 экз. плотность раз-

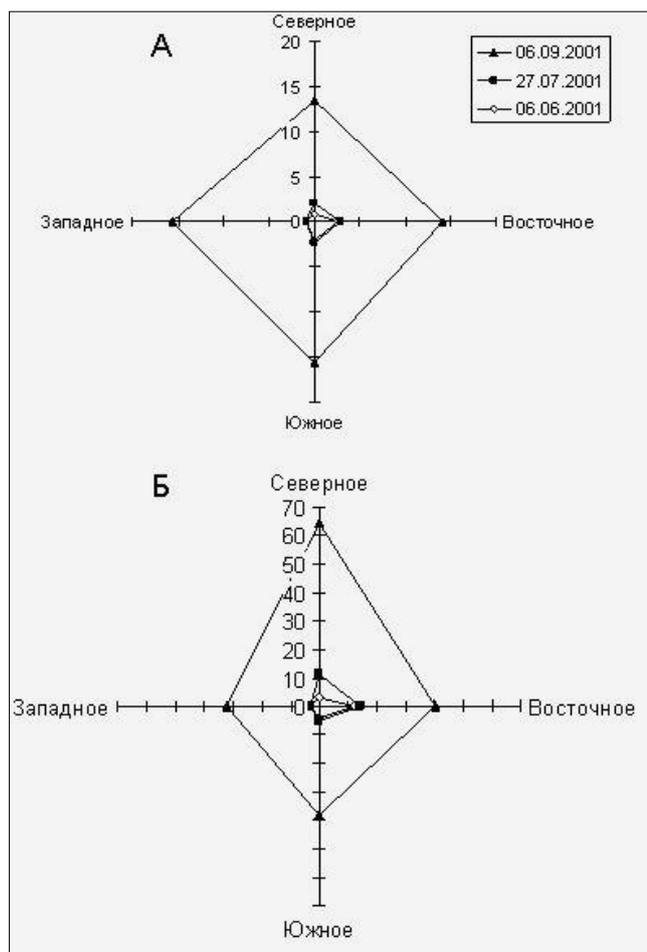


Рис. 5. Сезонная динамика плотности размещения центров дополнительного почвенного питания на экспериментальных площадках в зависимости от направления прироста плагиотропных побегов полицентрических систем *Ranunculus repens* (n=9). На осях отложены средние (А) и максимальные (Б) значения плотности (шт./м²), выявленные в модельной популяции. Данные 2001 г.

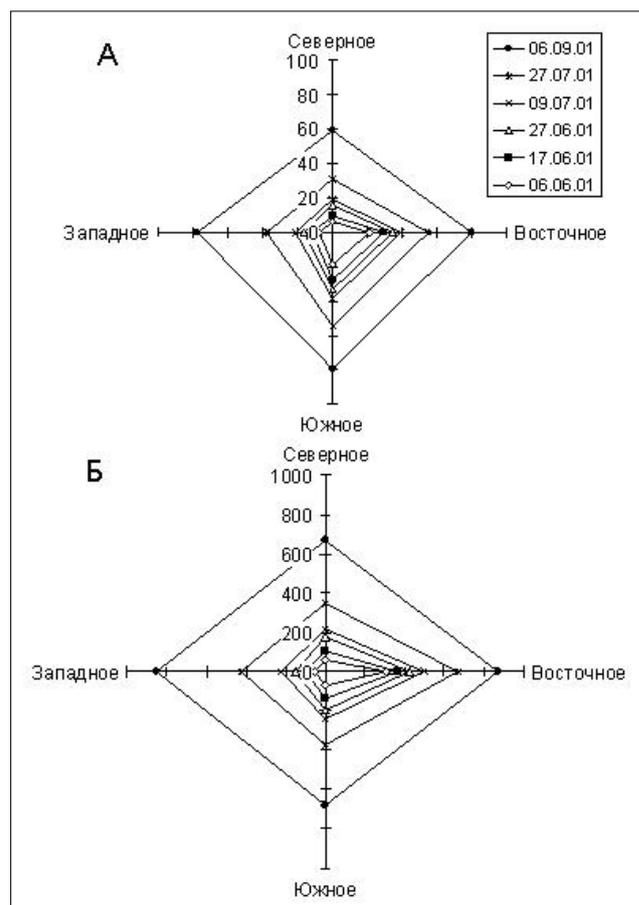


Рис. 6. Сезонная динамика плотности размещения центров дополнительного побегообразования на экспериментальных площадках в зависимости от направления прироста плагиотропных побегов полицентрических систем *Ranunculus repens* (n=9). На осях отложены средние (А) и максимальные (Б) значения плотности (шт./м²), выявленные в модельной популяции. Данные 2001 г.

мещения центров дополнительного побегообразования составляет 246 шт./м², а центров дополнительного почвенного питания – 77 шт./м² по данным на 23.06.1998 (Фёдорова, 2008, 2009).

Таким образом, в формировании полицентрических систем участвовало 99 % высаженных особей *R. repens*. Процесс характеризовался разной скоростью нарастания плагиотропных побегов по сторонам света в течение лета. Деятельность полицентрических систем к началу периода обособления парциальных кустов способствовала увеличению плотности стояния потенциальных особей вегетативного происхождения до 372 экз./м², которые были равномерно распределены по площади питания, что важно для будущего поколения потенциально долговечного клона.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р.П., Пустовойтова В.И.** Морфолого-анатомическое исследование *Ranunculus repens* L. и *R. repens* L. // Вестник МГУ, 1973. – № 6. – С. 28–39.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола, 1995. – 224 с.
- Любарский Е.Л.** К вопросу о тропической реакции растущего корневища на механическое препятствие // Труды Волжско-Каспского государственного заповедника, 1977. – Вып. III. – С. 157–164.
- Любарский Е.Л., Полуянова В.И.** Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. – Казань, 1984. – 140 с.
- Полуянова В.И., Федорова С.В.** Влияние вербейника монетчатого на генеративное размножение лютика ползучего // Проблемы репродуктивной биологии растений: тез. докл. симпозиума (Пермь, 4–6 июня 1996 г.). – Пермь, 1996. – С. 161–162.

Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Magnoliaceae-Limnaceae / Отв. ред. П.Д. Соколов. – Л., 1984. – Т. 1. – 460 с.

Мирнова О.В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов. – М., 1987. – 205 с.

Федорова С.В. Экспериментальные исследования внутривидовой стратегии особей лютика ползучего // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: тез. докл. II (X) Съезда РБО (Санкт-Петербург, 26–29 мая 1998 г.). – СПб., 1998. – Т. 1. – С. 319.

Федорова С.В. Разрастание плагиотропных побегов по сторонам света у лютика ползучего // Труды VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (Москва, 12–14 ноября 2004 г.). – М., 2004. – С. 250–251.

Федорова С.В. Структура ценопопуляций наземно-ползучего растения *Ranunculus repens* L. // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Мат. междунар. науч. конф., посвященной 200-летию Казанской ботанической школы (Казань, 23–27 января 2006 г.). – Казань, 2006. – Ч. 2. – С. 128–130. www.ksu.ru/conf/botan200/s11.php

Федорова С.В. Структура и организация популяций ряда наземно-ползучих растений в разных эколого-фитоценологических условиях: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Казань, 2008. – 22 с.

Федорова С.В. Анализ морфо-функциональных спектров в модельных популяциях наземно-ползучих растений. – Proceedings of Institute of Botany, MAS. – Ulaanbaatar, 2009. – № 21. – P. 179–187.

SUMMARY

Formation of a polycentral system in a model population of *Ranunculus repens* was studied in Tatarstan Republic in 2001 (May to September). Experiment was set up at 9 plots where under the following principles: 1) homogeneous environment; 2) ontogenetically homogeneous seedlings; 3) the same scheme of plant placement – 9 samples per m²; 4) non-interference to the processes of growth and development of model plants; 5) maintenance of cleanliness of experiment by regular weeding. The speed of growth of plagiotropic shoots to a polycentral system in 4 directions (south, east, west, north) was determined with use of statistical methods. Seasonal dynamics of density of accommodation of the centres of additional soil feed and the centres of additional shoot-formation is tracked. Potential abilities of *R. repens* are revealed.