

## Особенности формирования популяций *Setaria viridis* в урбанизированной среде

Г. Ю. МОРОЗОВА

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН  
690000, Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65  
E-mail: morozova-ivpepdvo@mail.ru

Статья поступила 07.03.2014

Принята к печати 16.05.2014

### АННОТАЦИЯ

Рассмотрены особенности популяционной экологии рудеральных видов в урбанизированной среде на примере *Setaria viridis*. Приведены результаты сравнительного анализа морфометрического статуса, онтогенетической и виталитетной структуры популяции в условиях города. Наблюдается высокий уровень пластичности и изменчивости особей от 7,5 до 133 %. В стрессовых условиях города происходит перестройка структурной организации популяций, снижается жизненное состояние особей в 3–4 раза. В онтогенетическом спектре на первых ступенях градиента урбанизации формируются нормальные зрелые и зреющие популяции *S. viridis*, на заключительной – нормальные переходного типа.

**Ключевые слова:** *Setaria viridis*, урбопопуляция, пластичность, изменчивость, адаптации, виталитет, устойчивость.

В городской флоре и растительности наблюдается много изменений: идет уничтожение естественной растительности и селективное подавление отдельных видов, осуществляется интродукция новых растений, происходит стихийный занос инвазионных видов. Рудеральная растительность – важный компонент зеленого покрова города. Интерес к исследованию рудеральных видов в городской флоре постоянно высок, от изучения их биогеографических особенностей [Douglas et al., 1985] до интеграции рудеральных сообществ в современный городской ландшафт [Pop et al., 2011] и оценки их эстетических свойств [Kazimierska et al., 2009]. Формирование рудеральных сообществ, зарастание техногенных субстратов и обнаженной почвы рас-

сматривается как первичная сингенетическая или рудеральная сукцессия [Prach et al., 2001]. Распространение рудеральных растений в городах является следствием адаптационной способности, высокого репродуктивного давления популяций и низкой фитоценотической замкнутости урбофитоценозов. Для рудеральных видов в условиях городов характерно повышение их конкурентной способности, усиление мощности особей, жизнеспособности и показателей семенной продукции популяций, что составляет основу синдрома инвазibility видов [Миркин, Наумова, 2002].

Высокий уровень адаптации дает возможность рудеральным видам занимать первыми свободные экологические ниши и нарушенные местообитания в городах. В этом

смысле распространение сорных видов в городах имеет двойственное экологическое значение. С одной стороны, адаптации дают возможность сорным видам занимать свободные экологические ниши в нарушенных местообитаниях, обогащать почвы и предотвращать их эрозию, создавать среду обитания птиц и насекомых, а с другой, их популяции формируют огромные семенные банки, способные длительно сохраняться в почве и засорять прилегающие к городам сельскохозяйственные посевы. Способность рудеральных растений устойчиво произрастать в условиях почвенного загрязнения тяжелыми металлами определяет практический интерес к ним с точки зрения фиторемедиации почв как активных биоаккумуляторов [Лайдинен и др., 2004, 2011; Казнина и др., 2009] и фитоиндикаторов экологической среды урбанизированных территорий [Sukopp, Wurzel, 2003].

Особенности популяционной экологии сорных видов в урбанизированной среде рассмотрены на примере рудерального растения *Setaria viridis* (L.) Beauv. (сем. Poaceae). *S. viridis* – евроазиатский вид, произрастает в Европе, Азии, Африке, Австралии, Северной Америке [Сосудистые растения..., 1985]. Вид встречается повсюду, и изучение его связано с особенностями биологии и экологии для разработки способов и стратегии управления, поскольку засорение сельскохозяйственных посевов *S. viridis* существенно снижает урожай зерновых культур [Halvorson, Guertin, 2003]. Растение является модельным видом для исследования геномной структуры и биологии растений с  $C_4$  типом фотосинтеза и рассматривается как потенциальный вид для генетического усовершенствования основных зерновых культур [Li, Brutnell, 2011]. Детальный биогеографический анализ *S. viridis* приведен в работе В. J. Douglas с соавт. [1985].

На территории России *S. viridis* встречается повсеместно, входит в инвазионную фракцию флор разных регионов, и тренд изменения флорогенетического и инвазионного статуса вида с юга на север страны изменяется от компонента природной флоры к археофитам и неофитам (инвазионным видам) [Нотов и др., 2010]. В некоторых областях России *S. viridis* занесен в Черные книги [Виноградова и др., 2011]. На территории Даль-

него Востока России *S. viridis* является однолетником, произрастает на приречных песчаных и галечных отмелях, у дорог. Вид активно расселяется и натурализуется в нарушенных, полустественных и естественных местообитаниях, растет на сорных местах, по берегам рек, засоряет посевы культурных и кормовых трав, представлен в рудеральных и нарушенных сообществах городов. Отмечают возрастание активности *S. viridis* в связи с ростом процесса урбанизации [Виноградова и др., 2011]. Массовая инвазия *S. viridis* в города происходит при замене почво-грунтов, засоренных семенами сорняка. В городах экотопическая дифференциация *S. viridis* не выражена, растение формирует чистые заросли на газонах вдоль дорог и автомагистралей. В отсутствие конкуренции с другими видами активно осваивает сорные места, свалки, пустыри, произрастает в районах жилой застройки. Вид встраивается в травяные ценотически незамкнутые сообщества парков и скверов, внедряется на сбитые техногенные участки, где численность его локальных популяций не снижается. *S. viridis* входит в первую десятку газонных видов, активно используемых в Европе для озеленения крыш зданий, где растение длительное время устойчиво сохраняет свои позиции [Köhler, 2011].

Цель данной работы – проведение сравнительного анализа структуры популяций *S. viridis* в условиях урбанизированной среды для разработки методов популяционного мониторинга.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования динамики морфоструктуры *S. viridis* и структуры его популяций проводили в 2008, 2012, 2013 гг. по градиенту урбанизированных экотопов в г. Хабаровск. Для описания растений использовали набор параметров, всесторонне отражающих структуру вегетативных и генеративных органов, а также продукционную деятельность: общая надземная фитомасса растения ( $W$ , г), площадь листовой поверхности ( $A$ ,  $cm^2$ ), фитомасса листьев ( $W_L$ , г), фитомасса стебля ( $W_S$ , г), высота растений ( $H$ , см), масса репродуктивных органов ( $W_R$ , г), олистивность побега ( $N_L$ , шт.), длина репродуктивных органов ( $L_R$ ,

см), количество семян ( $N_{sm}$ , шт.), кустистость растения ( $B$ , шт.), продуктивная кустистость ( $C$ , шт.), соотношение площади листьев на единицу общей фитомассы ( $LAR$ , см<sup>2</sup>/г), фотосинтетическое усилие – соотношение массы листьев на единицу общей фитомассы ( $LWR$ , г/г), репродуктивное усилие ( $RE1 = W_R/W \times 100$ , %;  $RE2 = W_R/A \times 100$ , %). Обозначения параметров и их размерности приняты в соответствии с публикациями [Kvet et al., 1971; Злобин, 2009]. Для каждого признака вычислены среднее арифметическое значение и его ошибка ( $x \pm s_x$ ), коэффициент вариации ( $CV$ , %). При построении морфограмм проведено ранжирование средних значений параметров растений, при этом максимальное значение каждого из них принято за 5 баллов. Показатели учитывали в период наиболее активного роста растений – средневозрастное генеративное состояние ( $g_2$  – полное цветение). Весовые показатели приведены в форме абсолютно сухого вещества. Растения высушивали при температуре 106 °С в сушильном шкафу до установления постоянной массы. Взвешивание производили на электронных аналитических весах HR-200. Площадь листовой поверхности определяли весовым методом. Геоботанические описания проводили на пробных площадках размером 10 × 10, 2 × 2, 4 × 4 м в зависимости от конфигурации растительных группировок и сообществ в каждом из вариантов экотопов, где закладывали серию учетных площадок размером 0,25 × 0,25 м в четырехкратной повторности.

Онтогенетическую и виталитетную структуру популяций изучали в рамках популяционно-демографического подхода [Жукова, 1995; Животовский, 2001; Злобин, 2009; Жилиев, 2013]. При изучении онтогенетической структуры использованы онтогенетические индексы И. М. Коваленко [2005], которые учитывают не только соотношение разных онтогенетических групп растений в популяции, но и соразмерны с общей численностью особей локальных популяций:

а) индекс возобновляемости

$$I_{\text{возобн}} = \frac{\sum_{i=1}^{p-v} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100;$$

б) индекс генеративности

$$I_{\text{генер}} = \frac{\sum_{i=1}^{g_1-g_3} n_i}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i} \cdot 100.$$

Это позволяет точнее улавливать динамику онтогенетической структуры популяций. Оценку жизненного состояния локальных популяций *S. viridis* проводили при помощи интегрального показателя качества популяций ( $Q$ ), оцениваемого по соотношению особей разного виталитета (низшего, промежуточного, высшего). Проанализировано 2520 особей *S. viridis* из семи урбоэкотопов. Все полученные материалы подвергнуты статистическому анализу с использованием специальных программ в пределах пакетов Excel, Statistica, Vital и Anons-7, разработанных Ю. А. Злобиным.

Градиент урбоэкотопов составил ряд: 1 – парки, городские леса; 2 – сеяные газоны на насыпных органо-минеральных почвенных субстратах; 3 – щелевая группа, щели в асфальте на городских улицах среди запечатанных почв; 4 – в селитебных районах города (многоэтажная застройка) на насыпных дерново-окультуренных и деградированных почвах (сильно уплотненных) формируются растительные сообщества с участием *Poa annua* L., *Festuca pratensis* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Achillea asiatica* Serg., *Polygonum aviculare* L., *Taraxacum officinale* Web., *T. mongolicum* Hand.-Mazz., *Hordeum jubatum* L., общее проективное покрытие около 70 %; 5 – пустыри, почвы – органо-минеральный субстрат, характеризующийся высокой степенью уплотнения; общее проективное покрытие 40 %, преобладают *Xanthium sibiricum* Patr., *Artemisia vulgaris* L., *Plantago major* L., *H. jubatum* и др. В ходе восстановительных сукцессий рудеральные сообщества здесь замещаются полыньниками; 6 – улицы, дороги, проезды, участки в полосе отчуждения автомагистралей, дорог, трамвайных путей. Насыпные дерновые неразвитые и слабо гумуссированные почвы. Общее проективное покрытие 60 %, преобладают *S. viridis*, *T. officinale*, *P. major*, *Melilotus albus* (L.) Desr., *P. aviculare*, *H. jubatum*; 7 – техногенные участки, где на сильно уплот-

ненных насыпных песчано-щебнистых грунтах, перемешанных со строительным мусором, формируются сорные растительные группировки с общим проективным покрытием 15 %, массово произрастают *H. jubatum*, *P. aviculare* и др.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование флоры, фитоценогенез и популяциогенез в условиях урбанизированной среды высоко специфичны. В природных экосистемах эти процессы обусловлены занятостью экологических ниш другими организмами. Биотические отношения занимают в таких случаях центральное место. В городской среде, напротив, на первый план выдвигаются абиотические экологические факторы и стрессы. На территории городов достаточно свободных экологических ниш, но их занятие требует от растений особых свойств – высокой пластичности и изменчивости, т. е. способности произрастать в неблагоприятных условиях. Выживание растений в нестабильной среде возможно на основе эффективных онтогенетических адаптаций. Совокупность частных адаптаций и видовых адаптивных комплексов составляет стратегию защиты, обеспечивающую выживание популяций видов в условиях рекреации [Баштовой, 1991].

От пластичности морфометрических параметров как одной из составляющих синдрома инвазibility вида [Миркин, Наумова, 2002] зависит способность растений заселять разные местообитания в городе. Известно, что *S. viridis* обладает высокой фенотипической изменчивостью [Li, Brutnell, 2011]. При усилении урбаностресса (с 1 до 7 ступени градиента) изменялись темпы роста растений, фотосинтетическая активность, интенсивность продукционных процессов и размер вклада в репродукцию (табл. 1). Исследование динамики морфометрических показателей, характеризующих рост и развитие *S. viridis*, показало, что различные параметры по градиенту урбанизации неопределенно варьировали. Высота растений по градиенту урбанизации изменялась в 3 раза, достигая своего наивысшего значения у *S. viridis* в парках. Максимальные значения надземной фитомас-

сы отмечены у растений, заселивших щели и трещины в асфальтовом покрытии улиц города ( $1,51 \pm 0,41$  г), а также у растений в парках при отсутствии регулярного скашивания ( $1,16 \pm 0,62$  г). Вид хорошо адаптируется в техногенных местообитаниях, здесь средние значения надземной фитомассы в 2 раза выше по сравнению с растениями из других вариантов экотопов, где имеется высокая рекреационная нагрузка и проводится систематическое скашивание. Этот факт подтверждает данные об устойчивости *S. viridis* к техногенному загрязнению, где растения сохраняли высокую всхожесть семян, показатели фотосинтетической активности и усиливали ритм побегообразования [Казнина и др., 2009]. Отмечена высокая устойчивость *S. viridis* к повышенным концентрациям в корнеобитаемом слое кадмия и цинка. В экспериментах увеличение концентрации тяжелых металлов активизировало ростовые процессы и сам процесс кушения растения [Лайдинен и др., 2011].

Репродуктивное усилие является видоспецифическим, по сравнению с другими показателями репродукции, оно генетически наиболее защищено и относительно устойчиво сохраняет свое значение в стрессовых условиях [Злобин, 2000]. Изменчивость репродуктивного усилия (*RE1*) по градиенту экотопов в среднем составляла всего 22,39 %, несмотря на то, что масса репродуктивных органов оказалась пластичным параметром у *S. viridis* в городской среде. Распространение в урбоценозах *S. viridis* происходит за счет высокой семенной продуктивности растений и сохранения всхожести семян, что позволило виду быстро колонизировать свободные территории. Цветение у *S. viridis* в городских условиях наступает в июне, у растений формируется от 40 до 413 семян на одну особь, что способствует высокому репродуктивному успеху растений и повышает вероятность расселения вида. Семена сохраняют всхожесть в течение 3–4 лет, прорастая при температуре 15–20 °С с глубины до 10 см [Виноградова и др., 2011]. Растение отличается высокой всхожестью семян – 75 %, однако в условиях сильного загрязнения почв тяжелыми металлами всхожесть семян снижается в 2, а энергия прорастания в 1,5 раза [Казнина и

Статистические характеристики ( $\bar{x} \pm s_x$ ) *Setaria viridis* по градиенту урбанизированных экотопов

Морфометрические параметры	Градиент урбанизированных экотопов							
	парки	газоны	щели в асфальте	селигтебные участки	пустыри	улицы	техногенные территории	
Высота ( $H$ ), см	81,91 ± 3,42	28,10 ± 0,83	30,34 ± 1,32	46,13 ± 2,90	45,19 ± 2,38	24,59 ± 1,37	33,86 ± 2,18	
Общая надземная фитомасса ( $W$ ), г	1,16 ± 0,62	0,187 ± 0,02	1,51 ± 0,41	0,21 ± 0,03	0,46 ± 0,05	0,29 ± 0,06	0,41 ± 0,03	
Площадь листьев ( $A$ ), см <sup>2</sup>	55,2 ± 6,38	10,76 ± 0,89	84,94 ± 21,98	10,23 ± 1,42	20,44 ± 1,81	14,71 ± 3,29	22,78 ± 1,65	
Количество листьев ( $N_L$ ), шт.	13,21 ± 1,41	7,5 ± 0,53	66,93 ± 12,94	6,69 ± 0,51	8,0 ± 0,68	11,06 ± 3,34	11,82 ± 1,07	
Ветвление ( $B$ ), шт.	2,66 ± 0,35	1,40 ± 0,12	20,52 ± 4,28	1,31 ± 0,11	1,23 ± 0,14	3,0 ± 0,59	2,70 ± 0,22	
Продуктивная кустистость ( $C$ ), шт.	2,60 ± 0,33	1,09 ± 0,05	16,180 ± 3,66	1,29 ± 0,13	1,11 ± 0,07	2,61 ± 0,59	1,00 ± 0,0	
Длина репродуктивных органов ( $L_R$ ), см	6,75 ± 0,26	3,33 ± 0,16	4,77 ± 0,23	3,09 ± 0,51	4,56 ± 0,22	3,93 ± 0,25	5,35 ± 0,27	
Масса репродуктивных органов ( $W_R$ ), г	0,25 ± 0,04	0,04 ± 0,01	0,40 ± 0,09	0,01 ± 0	0,09 ± 0,01	0,06 ± 0,01	0,08 ± 0,01	
Масса листьев ( $W_L$ ), г	0,31 ± 0,04	0,06 ± 0,01	0,46 ± 0,12	0,06 ± 0,01	0,11 ± 0,01	0,08 ± 0,02	0,13 ± 0,01	
Масса стебля ( $W_S$ ), г	0,77 ± 0,09	0,09 ± 0,01	0,79 ± 0,19	0,14 ± 0,02	0,26 ± 0,03	0,15 ± 0,03	0,20 ± 0,02	
Фотосинтетическое усилие ( $LWR$ ), г/г	0,25 ± 0,01	0,33 ± 0,01	0,27 ± 0,01	0,29 ± 0,01	0,26 ± 0,01	0,27 ± 0,02	0,31 ± 0,02	
Репродуктивное усилие ( $RE1$ ), %	18,37 ± 0,78	20,95 ± 1,49	25,49 ± 0,58	7,37 ± 0,46	19,03 ± 0,75	24,69 ± 1,64	20,4 ± 1,19	
Репродуктивное усилие ( $RE2$ ), %	0,10 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,14 ± 0,01	0,15 ± 0,01	0,11 ± 0,01	0,14 ± 0,01	0,11 ± 0,01	
$LAR = A/W$ , см <sup>2</sup> /г	44,73 ± 1,38	59,14 ± 1,79	49,09 ± 1,20	52,44 ± 1,96	47,16 ± 1,41	48,75 ± 2,76	56,09 ± 2,89	
Количество семян ( $N_s$ ), шт.	238,5 ± 24,71	40,0 ± 3,09	413,9 ± 220	45,09 ± 2,34	89,06 ± 6,17	82,06 ± 9,17	144,2 ± 14,68	

др., 2009]. Репродуктивное давление популяции *S. viridis* на местообитание, определяемое общим числом семян, производимых популяцией [Злобин, 2000], например, в парке на площади в 50 м<sup>2</sup> сформировалась чистая заросль вида с плотностью до 496 экз./м<sup>2</sup>, в пересчете составляет примерно 6 млн семян.

Наиболее выраженными факторами угнетения растений выступали регулярное скашивание газонов разделительных полос и откосов дорог, а также систематическое вытаптывание газонов в селитебных районах, что снижало фитомассу растений в 6–8 раз. Этой же тенденции соответствовали изменения по градиенту урбоэкотопов показатели фотосинтетической активности растений. Несмотря на то, что площадь листовой поверхности у *S. viridis* сокращалась в 2,5 раза, а облиственность растений изменялась в 8,4 раза, фотосинтетическое усилие (*LWR*, *LAR*) отличалось низкой пластичностью в городской среде и изменялось от 0,25 до 0,33 г/г и от 44,73 до 59,14 см<sup>2</sup>/г соответственно.

Степень пластичности морфопараметров с усилением урбанизированного пресса была различной. Следует отметить, что оптимальные условия для роста наблюдаются у растений целевой группы. Здесь масса растений (*W*, *W<sub>L</sub>*, *W<sub>S</sub>*) значительно выше, а показатели репродукции (*W<sub>R</sub>*, *RE1*, *RE2*, *N<sub>sm</sub>*), степень ветвления и продуктивная кустистость достигают своего максимума. Минимальные морфометрические показатели зарегистрированы у растений селитебных территорий, регулярно скашиваемых газонов, газонов разделительных полос автомобильных дорог и откосов трамвайных путей.

*S. viridis*, проявляя черты рудерального типа ценотической стратегии, внедряется на городские территории и устойчиво сохраняет свои популяции. Регрессия основных морфометрических показателей по ступеням урбанизации показана на рис. 1. По градиенту урбанизации репродуктивное усилие не показало снижения своих показателей в зависимости от усиления урбаностресса, хотя масса репродуктивных органов достоверно снижалась (см. табл. 1). Остальные показатели по мере усиления урбанизированного стресса также закономерно снижались, од-

нако имели низкие значения коэффициента детерминации.

Анализ результатов межпопуляционной изменчивости основных показателей роста и развития *S. viridis* по градиенту урбанизации представлен в табл. 2. Рудеральные растения обладают высокой общей изменчивостью количественных признаков по градиенту урбанизации. Уровень варьирования важнейших из них лежал в широком диапазоне 7,5 до 132,9 %. Высокие показатели изменчивости (*CV*, %) отмечены у растений в неблагоприятных условиях (высокая плотность почвы, низкая влагообеспеченность, низкое плодородие почвенного субстрата, прямое влияние химических веществ, используемых при обработке откосов трамвайных путей, регулярное скашивание газонов и откосов дорог, вытаптывание).

Морфометрические признаки имеют разную индикаторную значимость, обусловленную видовой принадлежностью, а также спецификой эколого-ценотического или антропогенного градиента [Злобин, 2009]. Анализ результатов межпопуляционной пластичности ключевых признаков виталитета *S. viridis* по урбанизированному градиенту представлен на рис. 2. В качестве индикаторных показателей жизненного состояния *S. viridis* в урбанизированной среде использованы наиболее изменчивые показатели (*CV*, %) растений, которые в первую очередь реагировали на изменение экотопической ситуации: масса репродуктивных органов (79,16), площадь листьев (76,25) и общая надземная фитомасса как интегрированный показатель роста и развития (76,13). Они легли в основу виталитетного анализа популяций и рассматривались как детерминирующий комплекс признаков виталитета для *S. viridis*. Высокая изменчивость данных параметров отмечена также у других активных рудеральных видов *Chenopodium alba* L., *P. major*, *Bromus mollis* L. [Мельник, 2005], *H. jubatum* [Морозова, 2010] в городах.

Онтогенез *S. viridis* в условиях урбанизации представлен тремя периодами (латентный, прегенеративный, генеративный) и семью онтогенетическими состояниями: семя (se), проростки (p), ювенильное (j), им-матурное (im), виргинильное (v), молодое

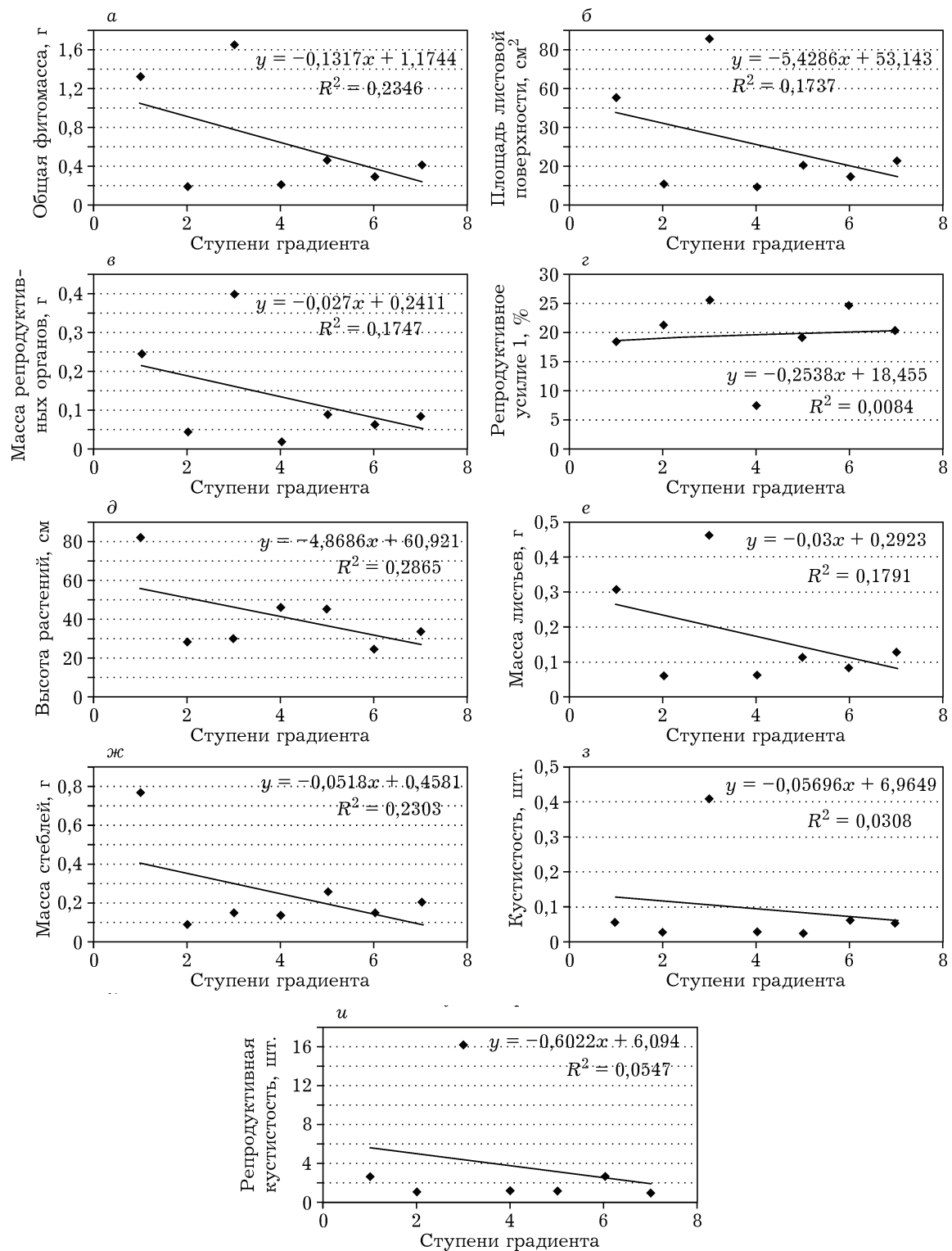


Рис. 1. Регрессионная зависимость морфопараметров *Setaria viridis* по градиенту урбанизированных экотопов. Ступени градиента: 1 – парки, 2 – газоны, 3 – щели в асфальтовом покрытии улиц, 4 – селитебные участки, 5 – пустыри, 6 – дороги, 7 – техногенные участки

Изменчивость (CV, %) морфометрических показателей *Setaria viridis* по градиенту урбанизированных экотопов

Морфометрические показатели растений	Градиент урбанизированных экотопов							В среднем
	парки	газоны	щели в асфальте	селитебные участки	пустыри	улицы	техногенные участки	
Высота (H), см	24,0	17,54	22,58	37,23	31,18	31,89	26,53	27,28
Общая фитомасса (W), г	70,9	52,12	128,14	81,14	62,07	111,19	27,33	76,13
Площадь листьев (A), см <sup>2</sup>	70,9	52,12	128,15	81,99	62,07	111,20	27,32	76,25
Количество листьев (N <sub>L</sub> ), шт.	61,5	41,63	100,5	44,82	50,55	107,12	37,26	63,34
Ветвление (B), шт.	75,4	49,60	108,38	51,61	65,73	114,56	33,99	71,32
Продуктивная кустистость (C), шт.	73,6	26,16	117,48	58,14	36,24	130,10	0	63,10
Длина репродуктивных органов (L <sub>R</sub> ), см	21,9	28,19	25,13	97,0	28,21	35,96	20,67	36,72
Масса репродуктивных органов (W <sub>R</sub> ), г	89,6	73,15	118,49	64,29	69,78	104,39	34,45	79,16
Масса листьев (W <sub>L</sub> ), г	66,2	49,06	132,86	83,93	52,38	128,52	29,96	77,56
Масса стебля (W <sub>S</sub> ), г	71,6	57,86	130,81	89,37	66,58	118,51	34,68	81,34
Репродуктивное усилие (RE1), %	17,8	17,88	12,51	37,09	17,74	32,47	21,25	22,39
Репродуктивное усилие (RE2), %	24,5	42,06	11,86	39,73	23,45	38,12	24,11	29,12
Фотосинтетическое усилие (LWR), г/г	24,6	42,1	11,79	22,0	23,49	38,05	24,05	26,58
LAR = A/W, см <sup>2</sup> /г	17,78	17,91	12,49	22,09	17,75	32,49	21,24	20,25
Количество семян (N <sub>sm</sub> ), шт.	23,2	31,9	11,7	18,0	23,5	20,8	15,8	20,7

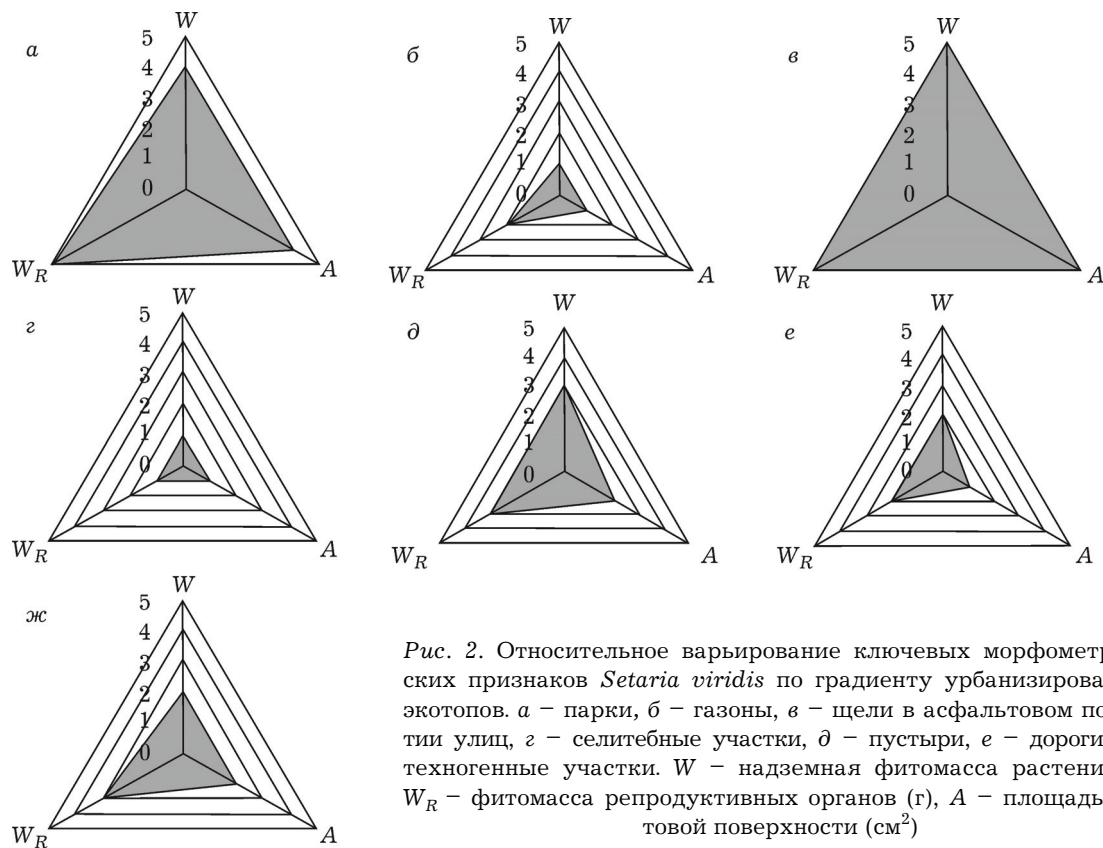


Рис. 2. Относительное варьирование ключевых морфометрических признаков *Setaria viridis* по градиенту урбанизированных экотопов. а – парки, б – газоны, в – щели в асфальтовом покрытии улиц, г – селитебные участки, д – пустыри, е – дороги, ж – техногенные участки. W – надземная фитомасса растения (г), W<sub>R</sub> – фитомасса репродуктивных органов (г), A – площадь листовой поверхности (см<sup>2</sup>)



Популяционные индексы и плотность популяций *Setaria viridis* в урбанизированных экотопах

Градиент урбанизированных экотопов	Индекс возобновляемости*	Индекс генеративности*	Плотность популяции, шт./м <sup>2</sup>	Индексы		Тип популяций
				Δ	ω	
Парки (нескашиваемый участок)	2, 86	97,14	496	0,49	0,98	Нормальная зрелая
Газоны, регулярное скашивание	4,08	95,92	784	0,48	0,98	То же
В щелях (среди асфальта)	20,0	80,0	64	0,42	0,87	»
Селитебные участки	39,71	60,29	420	0,21	0,63	Нормальная зреющая
Пустыри	1,69	98,31	960	0,49	0,99	Нормальная зрелая
Улицы (обочины трамвайных путей)	23,81	76,19	352	0,40	0,85	»
Техногенные участки	87,5	12,5	672	0,3	0,38	Нормальная переходная

П р и м е ч а н и е. Индексы: Δ – индекс возрастности по А. А. Уранову, ω – индекс эффективности по Л. А. Животовскому. \*Индексы рассчитаны по И. М. Коваленко.

генеративное ( $g_1$ ) – стадия бутонизации, средневозрастное генеративное ( $g_2$ ) – полное цветение, старое генеративное ( $g_3$ ) – осыпание семян, в этом состоянии *S. viridis* уходит в зиму.

Характеристика онтогенетической структуры популяций *S. viridis* в урбанизированной среде и ведущие популяционные индексы представлены в табл. 3. Использование индексов оценки популяций Л. А. Жуковой [1995] не выявило различий в онтогенетической стратегии популяций *S. viridis*, и все они отнесены к нормальному типу. Детализация онтогенетических типов популяций *S. viridis* с использованием индекса возрастности (Δ) по А. А. Уранову и индекса эффективности (ω) по классификации Л. А. Животовского “дельта – омега” [Животовский, 2001] показала направленность процесса освоения экологических ниш в урбанизированной среде: от формирования зреющих и зрелых нормальных популяций *S. viridis* в сомкнутых травостоях в парках и на регулярно скашиваемых газонах, а также пустырях до нормальных переходных популяций вида на техногенных территориях.

Вид активно встраивается в травяные сообщества газонов и парков, освоил пустыри и обочины автомобильных дорог, нашел благоприятную нишу среди щелей в асфальтовом покрытии улиц и в трещинах вблизи бетонных лотков, где сформировал нормальные зрелые популяции. Нормальные зреющие популяции *S. viridis* формируются при

прорастании растений в селитебной части города. На техногенных участках популяции города растут нормальные популяции переходного типа *S. viridis* и здесь же отмечено максимальное значение индекса возобновляемости *S. viridis* (87,5), что свидетельствует об эффективных процессах заселения нарушенных территорий. Таким образом, в онтогенетическом спектре на первых ступенях градиента урбанизации формируются нормальные зрелые популяции *S. viridis*, на заключительной – нормальные переходные.

Почти на всех ступенях исследуемого градиента высока степень репродуктивной активности *S. viridis*, генеративность его популяций ( $I_{\text{генер}}$ , %) варьирует от 12,5 до 98,31 % и закономерно снижается в ряду: пустыри (98,31 %) – парки (97,14 %) – газоны (95,92 %) – щели в асфальтовом покрытии улиц (80,0 %) – дороги и трамвайные пути (76,19 %) – селитебные участки (60,29) – техногенные участки города (12,5 %). Высокий индекс возобновления отмечен у *S. viridis* на техногенных участках, самый низкий – на пустырях.

Популяционная структура видов урбанофлоры и ее динамика являются важными показателями устойчивости растений в стрессовых условиях урбанизированной среды [Морозова и др., 2003]. Урбанизация ведет к дифференциации популяционной структуры и изменяет соотношение растений разных виталитетных групп. Расчленение континуума растений разного виталитета [Злобин, 2009] на три размерных класса показало высокую

Виталитетный спектр популяций *Setaria viridis* по градиенту урбанизированных экотопов

Градиент урбанизированных экотопов	Частоты классов виталитета			Качество популяции $Q = 1/2(a + b)$	Статистическая достоверность, %	Виталитетный тип популяции
	c	b	a			
Парк (нескашиваемый участок)	0,303	0,091	0,606	0,348	50,0	Процветающий
Газоны (регулярное скашивание)	1,0	0	0	0	99,5	Депрессивный
В щелях (среди асфальта)	0,222	0,111	0,667	0,389	70,0	Процветающий
Селитебные площадки (многоэтажная застройка)	0,657	0,229	0,114	0,172	80,0	Депрессивный
Пустыри	0,772	0,171	0,057	0,114	75,0	То же
Улицы (обочины трамвайных путей)	0,939	0	0,061	0,030	97,0	»
Техногенные участки	0,926	0,074	0	0,037	96,0	»

П р и м е ч а н и е. a – высший класс виталитета; b – промежуточный класс; c – низший класс.

информативность данного подхода для изучения ответных реакций рудеральных растений на влияние комплексного урбанизированного градиента. Оценка жизненного состояния отдельных особей позволила определить виталитетную структуру популяций *S. viridis* на каждой ступени градиента. Виталитетный состав урбопопуляций *S. viridis* оказался неодинаковым и был обусловлен воздействием эколого-ценотических факторов. Индекс качества популяций *S. viridis* находился в амплитуде от 0 до 0,389, меняясь по градиенту урбанизации в 3,9 раза. Величина качества популяций (Q) уменьшалась в ряду урбоэкотопов: парки – щелевая группа – селитебные территории – пустыри – техногенные участки – придорожные экотопы – скашиваемые газоны и индекс качества популяции последовательно падал: 0,389 – 0,348 – 0,172 – 0,114 – 0,037 – 0,030 – 0. Виталитетный тип популяций изменялся от процветающего до депрессивного (табл. 4), в зависимости от положения популяции на градиенте урбанизации. Из семи изученных популяций *S. viridis* две из них (№ 1, 3), в соответствии с результатами виталитетного анализа, можно рассматривать как существующие в условиях экологического оптимума, несмотря на различия в популяционной плотности. Здесь доля растений высокого класса виталитета составляла соответственно 60,6 и 66,7 %. Популяции № 4, 5, 6, 7, имеющие депрессивный тип, находятся в ослабленном состоянии. Выделяется урбопопуляция *S. viridis*, произрастающая на скашиваемых газо-

нах (№ 2), где растения находились в крайне угнетенном состоянии. Растения в данных условиях обладали низкой конкурентной мощностью, но относительно высоким репродуктивным усилием. В агрономической и биологической литературе отмечают хорошее отрастание после скашивания, поэтому его называют пожнивным видом. В городских условиях вид также быстро отрастает после скашивания газонов и переходит к цветению и плодоношению при незначительной высоте и слабой жизненности.

Жизненное состояние (виталитет) особи по своей природе обратимо в отличие от однонаправленных онтогенетических изменений. Интегральную оценку состояния популяции дает комплексный подход, который для *S. viridis* проводился на основе важнейших популяционных характеристик: качество популяций, индекс генеративности, индекс возобновляемости, плотность популяций, виталитетный и онтогенетический типы популяций. Нормальные зрелые популяции *S. viridis* процветающего виталитетного типа отмечены у растений на нескашиваемых газонах в парках и у растений щелевой группы. Здесь основную массу растений в популяциях составили особи высшего размерного класса. Такие локальные популяции *S. viridis* не только лучше контролируют и удерживают популяционные поля, но и оказывают относительно высокое репродуктивное давление на экотопы ( $I_{генер}$  97,14 и 80,0 соответственно). В других вариантах урбанизированного градиента произрастали депрессивные урбо-

популяции *S. viridis*, что четко отражало влияние комплекса факторов урбанизированной среды.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный комплексный анализ популяций *S. viridis* на градиенте урбанизации показал, что исследование устойчивости урбопопуляций растений возможно как традиционными методами геоботаники, так и с помощью взаимодополняющих друг друга популяционного и морфометрического анализов, что позволяет уловить первичные изменения жизнеспособности отдельного растительного организма с последующей размерной дифференциацией структуры всей популяции. Более отдаленные последствия таких процессов находят выражение в изменении онтогенетической и виталитетной структуры урбопопуляций.

В условиях возрастающей антропогенной нагрузки актуальным становится исследование адаптаций растений различных жизненных форм к условиям урбанизированной среды. Для растений урбанофлоры характерны выраженные пластичность и изменчивость, выступающие механизмами выживания в нестабильной природной среде городов. На ухудшение условий произрастания рудеральные растения, проявляя высокие стрессоустойчивые свойства, реагировали не только изменением морфоструктуры особи, но и более пластичной виталитетной структурой популяции, приводящей к резкой поляризации растений. Относительная устойчивость онтогенетической структуры популяций *S. viridis* в сочетании с динамичной виталитетной структурой и особенностями онтогенетического поведения видов (крупные семенные банки) на фоне техногенных воздействий обеспечивают активное расселение и устойчивое функционирование рудеральных сообществ с *S. viridis* в нарушенных местообитаниях.

В целом комплексный популяционный анализ оказался высоко информативным методом выявления биолого-экологических особенностей видов растений в целях фитоиндикации и прогнозирования их устойчивости. Популяционные методы исследований необходимо рекомендовать для включения в про-

граммы мониторинга состояния растительности на урбанизированных территориях.

Автор выражает благодарность доктору биологических наук, профессору Сумского национального аграрного университета (Украина) Ю. А. Злобину за помощь в обсуждении полученных результатов.

### ЛИТЕРАТУРА

- Баштавой Н. Г. Стратегия защиты у ценопопуляций сныти обыкновенной и купены многоцветковой в условиях антропогенных нагрузок // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т, 1991. С. 67.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Нотов А. А. Черная книга флоры Тверской области: чужеродные виды растений в экосистемах Тверского региона. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. 292 с.
- Жилиев Г. Г. Закономерности регенерации природных популяций травянистых многолетников в ельниках Карпат // Сиб. экол. журн. 2013. № 4. С. 535–542 [Zhilyev G. G. Regularities of the Recovery of Natural Populations of Herbaceous Perennials in the Spruce Forests of the Carpathian Mountains // Contemporary Problems of Ecol. 2013. N 4].
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. 224 с.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Злобин Ю. А. Репродуктивное усилие // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: "Мир и семья", 2000. С. 247–251.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений (современное состояние, точки роста: монография). Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
- Казнина Н. М., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф., Таланов А. В. Устойчивость щетинника зеленого к повышенным концентрациям цинка // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 6. С. 677–684.
- Лайдинен Г. Ф., Таланова В. В., Титов А. Ф., Казнина Н. М. Влияние свинца на рост и развитие *Setaria viridis* (L.) Beauv. // Раст. ресурсы. 2004. Т. 40, вып. 3. С. 53–58.
- Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Способность к накоплению кадмия у *Bromopsis inermis* и *Setaria viridis* (Poaceae) // Там же. 2011. Т. 47, вып. 3. С. 64–72.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Адвентизация растительности в призме идей современной экологии // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 6. С. 500–508.
- Морозова Г. Ю., Злобин Ю. А., Мельник Т. И. Растения в урбанизированной среде: формирование флоры, ценогенез и структура популяций // Там же. 2003. Т. 64, № 2. С. 166–180.
- Морозова Г. Ю. Сравнительный анализ структуры популяций злаков (Poaceae) // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 4. С. 538–547.
- Нотов А. А., Виноградова Ю. К., Майоров С. Р. О проблеме разработки и ведения региональных Черных

- книг // Рос. журн. биол. инвазий. 2010. № 4. С. 54–68.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. Т. 1. 398 с.
- Коваленко І. М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарникового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. І. Онтогенетична структура // Укр. ботан. журн. 2005. Т. 62, № 5. С. 707–714.
- Мельник Т. І. Вплив урбанізації на стан популяцій модельних видів рудеральних рослин (на прикладі м. Суми) // Там же. 2005. Т. 62, № 3. С. 349–359.
- Douglas B. J., Thomas A. G., Morrison I. N., Maw M. G. The biology of Canadian weeds. 70. *Setaria viridis* (L.) Beauv. // Can. J. Plant Sci. 1985. N 65. P. 669–690.
- Halvorson W. L., Guertin P. *Setaria viridis* (L.) Beauv. USGS Weeds in the West project: Status of Introduced Plants in Southern Arizona Parks. Tucson, Arizona: University of Arizona, 2003. 35 p.
- Kazimierska N., Szymura M., Wolski K. Aesthetic aspects of plant communities of ruderal urban sites in Szczecin Department // Biodiv. Res. Conserv. 2009. N 13. P. 43–48.
- Kähler M. Long-Term Vegetation Research on Two Extensive Green Roofs in Berlin // Urban Habitats. 2011. Vol. 4, N 1. P. 3–26.
- Kvet J., Ondok J. P., Necas J., Jarvis P. G. Methods of growth analysis // Plant photosynthetic production. The Hague. 1971. P. 343–391.
- Li P., Brutnell T. P. *Setaria viridis* and *Setaria italica*, model genetic systems for the Panicoid grasses // J. of Experiment. Bot. 2011. Vol. 62, N 9. P. 3031–3037.
- Pop (Boanca) P. I., Dumitras A., Singureanu V., Clapa D., Mazare G. Ecological and Aesthetic Role of Spontaneous Flora in Urban Sustainable Landscapes Development // J. Plant Develop. 2011. N 18. P. 169–177.
- Prach K., Рубек P., Bastl M. Spontaneous vegetation succession in human-disturbed habitats: A pattern across seres // Applied Vegetation Sci. 2001. N 4. P. 83–88.
- Sukopp H., Wurzel A. The Effects of Climate Change on the Vegetation of Central European Cities // Urban Habitats. 2003. Vol. 1, N 1. P. 66–86.

## Peculiarities of Formation of *Setaria viridis* Populations in the Urbanized Environment

G. Yu. MOROZOVA

*The Institute of Water and Ecological Problems FEB RAS  
680000, Khabarovsk, Kim Yu Chen str., 65  
E-mail: morozova-ivepdvo@mail.ru*

Peculiarities of population ecology of ruderal species in the urbanized environment were studied on the example of *Setaria viridis*. The results of the comparative analysis of morphometric status, ontogenetic and vitality structures of plant populations in an urban area were presented. Plasticity and variability of plant individuals ranged from 7.5 to 133 %. In stressful urban conditions the structural organization of plant populations was rearranged, and the living condition of plant individuals decreased by 3–4 times. Normal mature and maturing vegetative populations were formed at the first stages of the urbanization gradient, and normal transition-type populations were formed at the final stage.

**Key words:** *Setaria viridis*, populations in the urbanized environment, plasticity, variability, adaptations, vitality, stability.