

- и Саратовской областях и их распространение на территории Средней России // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 3. С. 484–491.
- 4. *Алексеев Ю. Е.* Род Carex Осока // Флора Нижнего Поволжья. Т. 1. М.: КМК, 2006. С. 279–311.
- 5. *Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И.* Конспект флоры Саратовской области. Саратов: Наука, 2008. 232 с.
- 6. Конспект флоры Саратовской области. Саратов: Издво Сарат. ун-та, 1983. Ч. 4. 64 с.
- 7. Красная книга Саратовской области: Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты Сарат. обл., 2006. 528 с.
- 8. *Устинова А. А., Ильина Н. С., Митрошенкова А. Е.* и др. Сосудистые растения Самарской области. Самара: ИПК «Содружество», 2007. 400 с.

УДК 574.42:574.472

ПРОЦЕССЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ БАНКОВ СЕМЯН ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

О. Н. Торгашкова

Саратовский государственный университет E-mail: torgaschkova88@mail.ru

Рассматриваются процессы функционирования почвенного банка семян, реализация его потенциальных возможностей в зависимости от факторов внешней среды, от характера и длительности покоя семян, уровня и длительности сохранения жизнеспособности и особенностей их прорастания в некоторых лесных сообществах Саратовского Правобережья.

Ключевые слова: банк семян, покой семян, динамика прорастания, семенная продукция, экологические факторы.

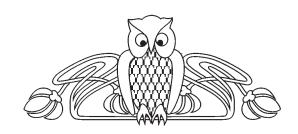
Processes of Functioning of Seed Banks of Forest Communities Saratov Volga Region

O. N. Torgashkova

Describes the processes of functioning of the soil seed Bank, the realization of his potential possibilities depending on environmental factors, the nature and duration of seed dormancy, level and duration of preservation of viability and peculiarities of their germination in some forest communities Saratov Volga region.

Key words: bank of seeds, seed dormancy, germination dynamics, seed production, environmental factors.

Жизнеспособные семена – важнейший компонент каждого растительного сообщества. В семенной банк входят семена различного происхождения: местные, заносные, реликтовые. Они составляют полный запас семян в почве, который, в свою очередь, разделяется на покоящийся семенной банк и активный семенной банк. Свойство семян сохраняться в почве длительное время выработалось у определенной группы растений как приспособление, служащее для сохранения вида и обеспечивающее им совместное существование с другими членами



сообщества [1], поэтому процессы формирования и функционирования семенных банков находятся в тесном взаимодействии с остальными компонентами биогеоценоза. Часто банк семян состоит значительной своей частью из семян растений, произрастающих в данном месте в настоящее время, что обеспечивает устойчивость растительного покрова. В процессе изучения почвенных запасов семян лесных сообществ были выявлены различия в формировании их семенных банков.

В литературе встречаются сведения о почвенном запасе семян в лесных сообществах различных регионов России. По полученным данным составлен список видов растений, семена которых обнаружены в почвах лесов, находящихся в пределах лесной зоны [2]. Сведения о банках семян в почвах лесов Саратовского Правобережья содержатся в работах В. А. Болдырева, О. Н. Торгашковой [3–5].

Материал и методы исследования

Исследования процессов функционирования банков семян проводились в лесных сообществах Саратовского Правобережья методом лабораторного и полевого проращивания [6]. Термины, говорящие о происхождении семян (реликтовые, инвазионные или заносные, аутохтонные или местные), используется нами в понимании В. В. Петрова [6]. Название видов приводится по П. Ф. Маевскому [7] с изменениями по сводкам С. К. Черепанова [8]. При анализе



типов покоя семян использована классификация типов покоя семян М. Г. Николаевой [9,10] и данные «Справочника по проращиванию по-коящихся семян» [11].

Результаты и их обсуждение

Процесс функционирования банка семян в любом лесном сообществе определяется поступлением, накоплением и оттоком семян. Поступление семян в почву происходит по различным каналам. Прежде всего оно связано с семенной продукцией растений фитоценоза, которая неодинакова во всех сообществах и в значительной мере определяется условиями местообитания и видовым составом сообщества. Следует отметить, что наибольшей семенной продукцией характеризуются светлые леса, где помимо местных семян довольно часто встречаются семена, занесенные с других территорий при их естественном распространении. Наиболее часто семена сорных растений, имеющих широкую амплитуду экологических условий существования, встречаются в лесных сообществах, испытывающих сильные антропогенные нагрузки. На количество заносных семян влияет расположение фитоценозов в рельефе. Так, сообщества, расположенные в верхних частях склонов, содержат в почвенном запасе меньшее число семян, чем сообщества, расположенные в нижних частях. В почве лесных сообществ встречается разное количество реликтовых семян, основная часть которых представлена семенами растений открытых местообитаний. Наибольшим запасом таких семян характеризуются искусственные насаждения, а также участки леса, которые достаточно сильно затронуты деятельностью человека.

Необходимым условием формирования почвенного запаса семян является их способность сохраняться в жизнеспособном состоянии какое-либо время, что обеспечивает их накопление. Так как непосредственным местом обитания семян дикорастущих видов растений является почва, то, прежде всего, ее состав и свойства определяют качественный и количественный состав банка семян. Наибольшим видовым разнообразием и численностью семян характеризуются сообщества, расположенные на песчаных почвах. Почвенные условия этих фитоценозов, очевидно, являются оптимальными для длительного сохранения семян в жизнеспособном состоянии. В почвах супесчаных, суглинистых, каменистых, бескарбонатных жизнеспособных семян значительно меньше. Самым малым числом семян характеризуются фитоценозы на карбонатных почвах. Семенной банк сообществ на гигроморфных почвах практически полностью состоит из семян видов растений, типичных для влажных местообитаний, что связано со способностью семян этих видов сохранять жизнеспособность в условиях повышенного увлажнения. Таким образом, накопление семян в почве связано с почвенно-грунтовыми условиями сообществ, глубиной заделки семян, а также с некоторыми видовыми особенностями семян, обеспечивающими им длительную жизнеспособность. Часто в семенном банке исследованных сообществ встречаются семена зверобоя продырявленного, мари белой, лапчатки серебристой, клевера среднего, коровяка восточного и некоторых других. Семена этих растений содержатся в почве в значительном количестве, практически во всех слоях почвы, даже на глубине 23-25 см, что свидетельствует об их длительной жизнеспособности.

Почвенный запас семян ежегодно уменьшается за счет их отмирания, поедания животными, прорастания и распространения различными способами. В стратегию жизни семян многих лесных растений не входит долгое сохранение жизнеспособности, поэтому наибольшей потерей семян характеризуются лесные участки, травяной ярус которых большей частью состоит из сильвантов. В сообществах, где значительная часть семенного банка представлена семенами степных, сорных и луговых растений, отток семян меньше, т.к. они выработали в процессе эволюции приспособления к накоплению семян в почве.

Для прорастания отдельных видов растений необходим определенный комплекс условий, одним из которых является условие погребения. При проведении экспериментов в природе было выявлено, что в сообществах, не имеющих хорошо выраженной подстилки и сформированного дернового слоя, прорастание семян облегчено и отток семян происходит каждый год. В сообществах с плотным дерновым слоем и мощной лесной подстилкой прорастание семян затруднено (сосняки, дубравы). Это связано как с механической преградой, так и с отсутствием необходимых для прорастания условий, созданных дерновым слоем и подстилкой (недостаток кислорода, влаги и т.д.). В связи с этим отток семян в этих сообществах невелик. Следует отметить, что и во время прорастания может произойти гибель семян, и позднее – гибель проростка. Необходимым условием для укоренения

90 Научный отдел



проростка является достаточная освещенность. Поэтому наибольшая потеря семян, связанная с гибелью проростков, происходящая без последующей семенной компенсации, характерна для затененных лесных участков с большой сомкнутостью крон или густым травяным ярусом (кленовники, липняки и др.).

Таким образом, отток из банка семян в значительной степени связан с реализацией семенного банка или гибелью семян из-за несоответствия их экологических потенций условиям сообществ. Потеря семян может произойти на любой стадии формирования семенного банка.

Функционирование почвенного банка семян, реализация его потенциальных возможностей, помимо факторов внешней среды, во многом определяется биологией семян и выражается в трех аспектах: в характере и длительности покоя семян, уровне и длительности сохранения жизнеспособности и особенностях прорастания.

Морфофизиологический анализ почвенного запаса жизнеспособных семян включает классификацию семян по типам покоя и распределению запасных питательных веществ. В банке семян изученных фитоценозов преобладают семена с эндоспермом из семейств Asteraceae и Роасеае (около 60-65%). Одновременно семенам данного типа принадлежит основная роль в создании запасов почвенного банка. Вероятно, такие семена более приспособлены для сохранения в почве и выполнения функции резервной части популяции. Немногочисленны в почвенном запасе семена с запасными веществами в зародыше (семейство Cruciferae) и семена с периспермом (семейства Chenopodiaceae, Caryophyllaceae).

По типам покоя преобладающее большинство семян рассмотренных видов характеризуется наличием эндогенного неглубокого физиологического покоя (Achillea millefolium, Barbarea vulgaris, Dactylis glomerata, Galium mollugo, Oenothera bienis, Plantago major и т.д.), который может быть снят действием многих факторов, чаще всего - влиянием переменной температуры. Немногочисленны семена с экзогенным (Rubus caesius), эндогенным промежуточным (Chenopodium album, Filipendula ulmaria, Veronica beccabunga), эндогенным глубоким (Rhinanthus minor), эндогенным морфофизиологическим (Caltha palustris, Ranunculus sceleratus, Veronica longofolia) и комбинированным (Prunella vulgaris) покоем. Семенам данного типа принадлежит основная роль в создании запасов почвенного банка. Вероятно, такие семена более приспособлены для сохранения в почве и выполнения функции резервной части популяции. Менее многочисленны в почвенном запасе семена с запасными веществами в зародыше из семейства Cruciferae и семена с периспермом (из семейств Chenopodiaceae и Caryophyllaceae).

При анализе типов зародышей семян установлено, что в семенном банке преобладающее большинство семян характеризуется прямым зародышем, семена с другими типами зародышей немногочисленны.

Таким образом, функционирование банка семян, реализация его потенциальных возможностей, помимо факторов внешней среды, во многом определяется биологией семян.

Наблюдения за процессами прорастания семян в лабораторных условиях показали, что основная масса семян из почвенного банка всех исследованных фитоценозов прорастает в 1–4-ю неделю после начала эксперимента. За это время из состояния покоя выходит от 65 до 95% всхожих семян. Максимальное видовое разнообразие прорастающих семян также зарегистрировано в первые недели наблюдения, которое постепенно снижается к концу эксперимента, когда прорастают единичные семена.

Исследования в течение нескольких лет в лесных фитоценозах позволили определить общие тенденции прорастания семян, наиболее многочисленных в почвенном запасе. При прорастании семян одного и того же вида в разные годы не удалось выявить однозначной, четкой картины. Описано большое разнообразие темпов прорастания, что может быть обусловлено спецификой формирования семян на материнском растении в зависимости от условий, напряженностью аллелопатического фона, воздействием антропогенного фактора. Поэтому можно говорить лишь об общих тенденциях прорастания семян и выделить три группы видов: виды I группы характеризуются прорастанием в течение всего времени эксперимента с максимум появления всходов на 2-4-й неделе (Ranunculus repens, Stellaria holostea и др.); виды II группы прорастают в основном в первые 5 недель эксперимента (Chenopodium album); для III группы свойственна неравномерность прорастания семян (Plantago major).

У многих растений видовая специфика в отношении прорастания семян по сезонам оказалась не выраженной или слабо выраженной. Однако некоторые виды довольно специфич-

Биология 91



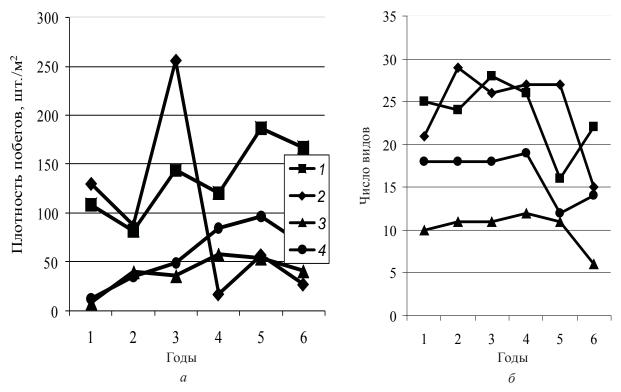
ны. Так, в основной массе на второй сезон эксперимента прорастают семена Barbarea vulgaris, Chenopodium album, Chrysosplenium alternifolium, Deschampsia caespitosa, Glechoma hederacea, Phleum pratense, Ranunculus repens, Stellaria media.

Реализация почвенного банка семян в естественных условиях имеет несколько особенностей, так как любой вид растений представляет собой обособленное поселение, способное устойчиво, длительное время воспроизводиться в пределах освоенной территории. Эта адаптация выработалась путем естественного отбора, причем у однолетних растений при снижении жизнедеятельности происходит ускорение развития, у многолетников наиболее целесообразно задержать развитие до наступления благоприятных условий среды. Такая «стратегия жизни» необходима для приспособления растений к произрастанию в условиях сообщества.

Семена различных видов растений характеризуются определенной динамикой прорастеризуются

тания, что зависит от их видовой специфичности относительно жизненной стратегии. Виды растений, которые прорастут в данный сезон, определяются комплексом механизмов покоя и потенциальными возможностями среды, создающей благоприятные для прорастания условия. При этом каждый вид предъявляет особые требования к количеству любого из экологических факторов. Эти факторы играют роль отбирающего фактора, от которого зависит прорастание одних видов и непрорастание других.

Сравнение видового состава всходов (т.е. реализованной части почвенного банка семян) с видовым составом семенного банка (потенциально активной части) проводилось для сообществ на песчаных, супесчаных и суглинистых почвах. В исследованных фитоценозах в разные годы исследования был зарегистрирован различный качественный и количественный состав семян. Динамика изменения числа всходов и видов по годам исследования отражена на рисунке.



Динамика прорастания семян в лесных сообществах по количественному составу (a) и по качественному составу (b): 1 — сосняки на песчаных почвах; 2 — дубравы на песчаных почвах; 3 — дубравы на супесчаных почвах; 4 — липняки на суглинистых почвах

Наибольшая численность семян в сообществах на песчаных почвах отмечена на третий год исследования, а наименьшая — на четвертый (см. рисунок, a). В фитоценозах на суглинистых

и супесчаных почвах максимальное число всходов наблюдается на пятый год исследование, а минимальное — на шестой. По-видимому, существует стабилизирующий механизм, который

92 Научный отдел



препятствует неограниченному накоплению жизнеспособных семян в почве. И этот механизм характерен для популяций любого вида растений.

Накопление семян в почве обеспечивается их способностью находиться в состоянии покоя какое-либо время, что позволяет растениям пережить неблагоприятные условия среды и прорасти в определенное время. Очевидно, в некоторые годы складывается определенная комбинация концентраций экологических факторов, наиболее благоприятная для прорастания большинства семян, встречающихся в семенном банке. В связи со значительным оттоком семян из почвенного запаса вследствие прорастания, в последующие годы отмечается резкое уменьшение количества появившихся всходов.

В каждом сообществе число видов растений, давших проростки, изменяется каждый год (см. рисунок, δ). При этом неодинаков и видовой состав проростков. Практически во все годы исследования наблюдается малое число всходов древесных пород (Acer platanoides, Tilia cordata, Populus tremula, Quercus robur и Ulmus glabra), у большинства из которых эволюционным приспособлением для увеличения вероятности семенного размножения является прорастание свежеосыпавшихся семян, так как для семян древесных пород в стратегию жизни не входит длительный период покоя. Особенно массовое число всходов наблюдается в семенные годы или на следующий год после семенного. Семена же Betula pendula встречаются в почве практически каждый год в значительном количестве.

Максимальным числом проросших семян травянистых растений в сообществах на песчаных почвах представлены Calamagrostis epigeios, Carex supina, немного меньшим -Brachipodium pinnatum, Poa angustifolia, P. nemoralis, Trifolium medium, Chenopodium album, Verbascum orientale и др. Основная часть этих растений относится к видам, свойственным открытым и полуоткрытым местообитаниям. Такие виды, как Calamagrostis epigeios, Carex supina и Poa angustifolia характеризуются значительным числом всходов практически во все годы исследования. Наибольшей плотностью побегов в сообществах на суглинистых и супесчаных почвах характеризуются Аедоpodium podagraria, Carex muricata, C. pilosa, C. sylvatica, Convallaria majalis, Lathyrus vernus, и Stellaria holostea. Это типично лесные растения, взрослые особи которых цветут и плодоносят в данном лесном сообществе.

В изученных сообществах было обнаружено, что исключительно в первый год прорастают семена Turritis glabra, Fallopia convolvulus, Betula pendula, Rubus idaeus, Chenopodium album, Vicia tenuifolia Anemonoides ranunculoides, во второй год – Bromopsis inermis, Lathyrus vernus, Epipactis atrorubens, E.helleborine, Anemone sylvestrys, Securigera varia, Chamaecynisus ruthenicus, Euphorbia semivillosa, Hieracium pilosella. На третий год были обнаружены семена Galium verum, Tilia cordata, Carex pilosa, Melica nutans и Veronica chamaedrys, а на четвертый год наблюдались всходы таких видов, как Phleum phleoides, Amoria montana, Quercus robur. Ha шестой год опыта встречаются всходы Solidago virgaurea и Ajuga genevensis. На седьмом году опыта появляются всходы Urtica urens и Vicia стасса. Следует отметить также, что семена Rubus saxatili и Populus tremula проросли в первый и третий год эксперимента, семена Еиonymus verrucosa – во второй, третий и шестой, Viola mirabilis и Millium effusum – третий и шестой, Poa nemoralis - третий и седьмой, Carex muricata – четвертый и шестой. Данное явление можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, прорастание семян в разные годы определяется видовыми особенностями семян. Так, у одного вида растений могут существовать различные по периоду покоя семена. Это касается многих сорных растений. Во-вторых, в разные годы отмечается неодинаковое сочетание интенсивности экологических факторов, т.е. в сообществах наблюдаются временно благоприятные периоды для прорастания семян каждого из видов растений.

Следовательно, функционирование банка семян в лесных сообществах определяется семенной продукцией растений, вегетирующих в фитоценозе, экологическими условиями, местоположением фитоценоза, историей его развития, степенью нарушенности и влиянием антропогенного фактора. Семенной банк изменяется с каждым годом, так как с течением времени меняется и само сообщество, то есть формирование почвенного запаса жизнеспособных семян зависит и от трансформации фитоценозов. Изменения в составе семенного банка в значительной мере определяют смену растительных сообществ, будущее их состояние, так как банк семян в большей степени влияет на состав последующих фитоценозов, особенно при различного рода воздействиях. Таким образом, банк семян можно определить как подсистему биогеоценотического уровня,

Биология 93



элементы которой (семена) находятся в почве и сохраняют жизнеспособность в течение ряда лет, обеспечивая самоподдержание ценопопуляции и сообществ. Процессы функционирования банка семян происходят при тесном взаимодействии с остальными компонентами биогеоценоза: экотопом и биоценозом. Для каждого лесного фитоценоза содержание всхожих семян в почве лимитируется сочетанием ряда факторов, определяющих их жизнеспособность и возможность прорастания: особенностями биологии семян (наличие или отсутствие периода органического покоя, характер их прорастания), масштабами семенной продуктивности растений, а также соотношением способов их размножения, близостью источников поступления заносных семян, а также историей формирования фитоценоза.

Список литературы

- 1. Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 809, вып. 2. С. 5–16.
- 2. *Петров В. В., Груздева Л. П.* Почвенный запас семян в лесных фитоценозах (обзор литературы) // Экология и физиология растений. Калинин, 1974. Вып. 1. С. 80–94.

- Болдырев В. А., Торгашкова О. Н. Жизнеспособные семена в почвах некоторых лесных фитоценозов Саратовского Правобережья // Лесное хозяйство Поволжья. Саратов, 1996. С. 49–55.
- Торгашкова О. Н. Основные закономерности формирования и реализации банка семян в лесах Саратовского Правобережья // Бюл. Ботсада Сарат. гос. ун-та. Саратов, 2003. Вып. 2. С. 60–67.
- 5. Функциональная структура почвенных банков семян лесных фитоценозов Саратовского Правобережья // Биоразнообразие и охрана природы в Саратовской области: в 4 кн. Кн. 3. Растительность / В. А. Болдырев, С. А.Невский, О. Н. Давиденко и др.; под общ. ред. проф. В. А. Болдырева, проф. Г. В. Шляхтина. Саратов, 2011. С. 241–228.
- Петров В. В. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. М., 1989. 176с.
- 7. *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы Европейской части СССР. М., 2006. 600 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. Л., 1967. 203 с.
- Николаева М. Г. Классификация типов органического покоя семян // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1968. Т. XXIII, вып. 3. С. 143–159.
- 11. Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. М., 1985. 346 с.

94 Научный отдел