

3.2.4. Популяционное исследование *Fragaria vesca* L. в районе северного полярного круга (С.В. Фёдорова)

Выявление адаптации широко распространённых растений к условиям местообитания актуальная проблема популяционной экологии. Предпринятое исследование с целью выявления особенностей популяционной организации *F. vesca* на северной границе ареала вносит вклад в решение проблемы.

Fragaria vesca L. (Rosaceae) земляника лесная – корневищное столонообразующее растение из категории жизненных форм наземно-ползучие многолетние травы. Вид распространён почти по всей Европе, в Западной и Восточной Сибири, в Средней Азии, на Кавказе, в Северной Африке, Северной и Южной Америке (Юзепчук, 1941). Амплитуда толерантности вида по отношению к режимам основных факторов среды находится в широком диапазоне (Цыганов, 1983). Полный онтогенез *F. vesca* включает ряд состояний: проросток (р); ювенильное (j); имматурное (im); виргинильное (v); молодое, средневозрастное и старое генеративные (g1, g2, g3); субсенильное (ss) и сенильное (s). Взрослые особи имеют косой или прямой эпигеогенный ризом и мочковатую поверхностную корневую систему. Ризом формируется благодаря нарастанию розеточного побега на длину равную не более 6 междоузлий ежегодно, т.к. за год из апикальной почки формируется не более 3 шт. прикорневых листьев летней и 3 шт. листьев осенней генерации (Дубровная, 2000). Жизненное состояние особей в большей мере обуславливает толщину ризома и степень его разветвления, а не его длину. В подзоне хвойно-широколиственных лесов особи могут вегетировать 10 и более лет, не теряя способности к формированию столонов, цветков и плодов (Васильев и др., 1978). Популяционные исследования *F. vesca* проводились в умеренных широтах (Любарский, Полуянова, 1984; Дубровная, 2000; 2004; Фёдорова, 2008, 2010), а в полярных широтах не проводились.

Район исследования - остров Средний 66° 17'21" N 33° 40' E (на 11 км южнее Северного полярного круга) из Керетского архипелага Чупинской губы в Кандалакшском заливе Белого моря. Его площадь 52 га. Он находится на северной границе умеренного пояса (средняя температура июля от +8 до +16 °, января - от -8 до -16 °C) в зоне европейских хвойных лесов. Климат морской с равномерным распределением осадков в течение года, с летними туманами, с устойчивым зимним снежным покровом. С геологической точки зрения остров сложен складчатыми гранитными скалами и покрыт мореными отложениями (Географический..., 2009). В мезо- и нанорельефе валуны, камни и гравий разбросаны в беспорядке. Вегетационный сезон: конец мая - конец сентября. В дни летнего солнцестояния солнце заходит за горизонт меньше, чем на 1 час. Белые ночи - характерное явление для этих мест. Большая часть острова покрыта лесом из *Picea abies* (L.) Karst, *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Juniperus communis* L с многочисленными кустарниками и кустарничками. Встречаются и другие типы растительности (луговой, верещатниковый, болотный (верховых, переходных и низовых болот), водный, прибрежно-водный, солончаковый). Скалы, валуны, камни, гравий, почву и всё прочее, что может слу-

жить субстратом, покрывают мхи и лишайники. Грибы макромицеты в большом количестве произрастают по всему острову.

Летом 2004 и 2007 гг. проведено обследование острова. Для проведения популяционного анализа выбрано две контрольные ценопопуляции (ЦП) на территории, примыкающей к Беломорской биостанции Казанского федерального университета. 10 июля 2007 г. проведён сплошной отбор особей (по 55 экз.) в зонах максимального проективного покрытия *F. vesca*. Особь - моноцентрический или полицентрический организм. Контрольные особи гербаризированы и взвешены в воздушно-сухом состоянии на электрических весах. Гербарные образцы описаны по морфологическим критериям. Данные обработаны в редакторе Microsoft Excel. Используются пакеты программ «Описательная статистика», «Парный двух выборочный F-тест для дисперсии», «Корреляции». Теснота корреляций оценена по 5-бальной шкале КРШ-5 (Любарский, Полуянова, 1984): в ней баллам 1, 2, 3, 4 и 5 соответствует теснота связи: очень слабая, слабая, средняя, тесная и очень тесная. Проведено структурирование ценопопуляций по морфо-функциональным группам в соответствии с рис. 1 (Фёдорова, 2008, 2010)., построен спектр. Определена продолжительность вегетации особей и построен спектр. Спектры сравнены с помощью критерия хи-квадрат (χ^2).

В районе исследований *F. vesca* встречается изредка в елово-черничной ассоциации (там, где сомкнутость крон не более 50 %) и на малозаселенных растениями скалах. Основные моменты сезонного ритма *F. vesca*: 1) начало формирования столонов - последняя декада июня; 2) начало цветения - конец июня; 3) начало плодоношения - первая декада июля; 4) появление зрелых плодов - третья декада июля. ЦП I произрастала в елово-черничном фитоценозе *Picea abies* (L.) Karst + *Vaccinium myrtius* L. В травяно-кустарничковом ярусе: *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rubus saxatilis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W.Schmidt, *Paris quadrifolia* L., *Solidago vulgarea* L.. Небольшое скопление *F. vesca* в самом плотном месте достигало покрытия в 40 %. В моховом покрове: *Ptilium crista-castrensis* (Hedw) Dc. Nol - достаточно крупный мох, формирующий густые заросли. ЦП II произрастала в земляничном фитоценозе на скалистой супралиторали пролива Узкая Салма, имеющем южный уклон в 30 °. Тонкий слой почвы, скопившийся в ложбинках, ямках и щелях, на 90 % был покрыт листоватыми лишайниками *Peltigera aptosa* (L.) Willd, *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo и низкорослыми мхами *Aulacomnium palustre* (L.) Schwaegr., *Warnstorfia exannulatula* (B.S.G.) Loeske (*Drepanocladus exannulatus* (B.S.G.) Warnst). Отдельно стоячие низкорослые деревья *Betula pubescens* Ehrh. и *Pinus sylvestris* L. отбрасывали небольшую тень на ярко освещенный склон. Под ними расположились небольшие куртинки *Vaccinium vitis-idaea*. Травянистые растения были низкорослыми с поверхностной корневой системой и способностью к вегетативному размножению. На лидирующие позиции вышла *F. vesca*, а небольшие куртинки *Achillea millefolium* L., *Agrostis tenuis* Sibth. и *Festuca rubra* L. не играли решающей роли.

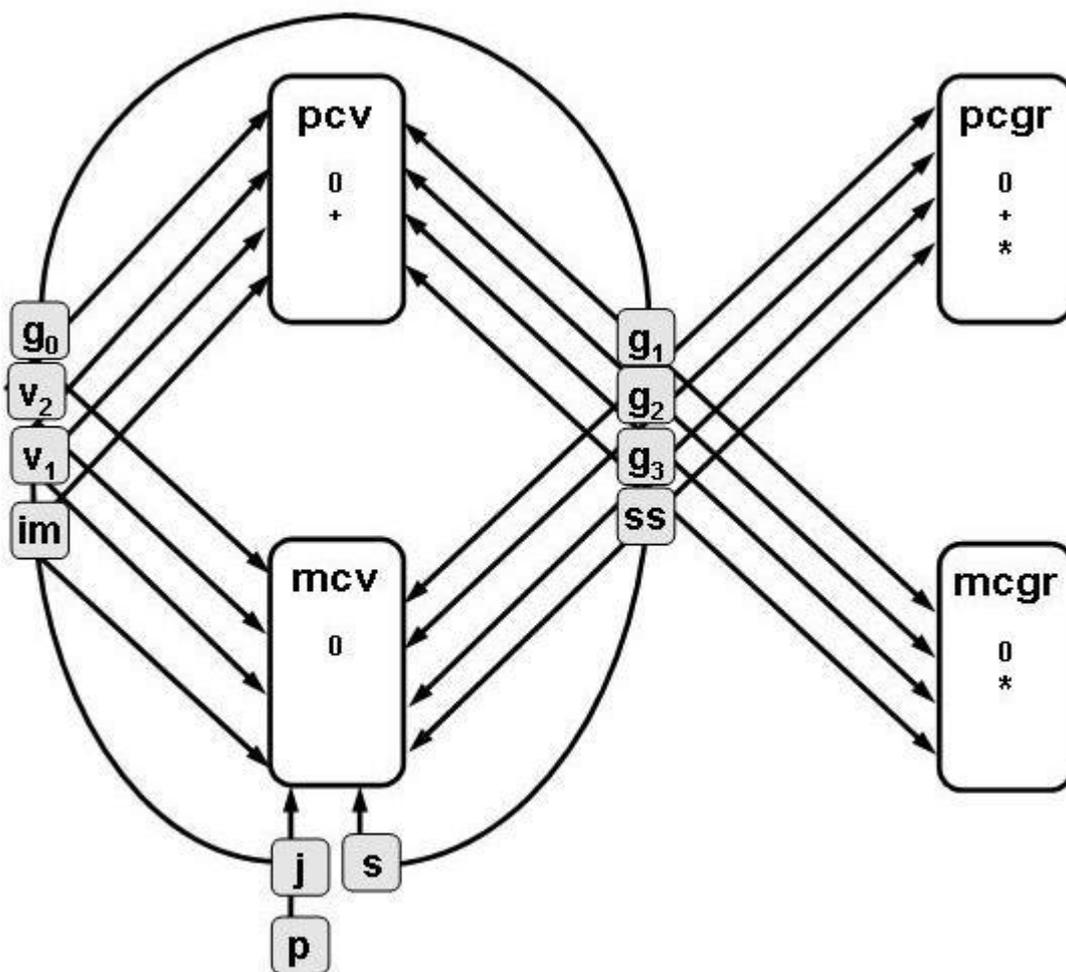


Рис.1. Гипотетический жизненный цикл особей, способных к формированию явнополицентрических систем в популяциях наземно-ползучих растений: онтогенетические группы (p, j...ss, s); морфо-функциональные группы (mcv – моноцентрические вегетирующие, pcv – полицентрические вегетирующие, mcgr моноцентрические генеративно размножающиеся, pcgr – полицентрические генеративно размножающиеся); 0 наличие ассимилирующих органов; + наличие плагиотропного побега; * наличие цветоносного побега

Особи *F. vesca* из разных местообитаний имели характерные особенности. В ЦП I ризомы взрослых особей одноосные (иногда с перевершиниванием), зона перехода между надземным побегом и ризомом растянута до 2 см и густо покрыта оттопыренными прилистниками. Большинство особей лишено цветоносных побегов и столонов. Столоны (за одним исключением) не несут в полной мере сформированных дочерних парциальных кустов. Генеративно размножающиеся особи имеют цветки и зелёные плоды, окруженные лепестками. В ЦП II ризомы взрослых особей одноосные или вильчато-разветвлённые, зона перехода между надземным побегом и ризомом укорочена. Большинство особей имеет столоны, многие - цветоносные побеги. Столоны несут вполне сформированные дочерние кусты. Генеративно размножающиеся особи имеют цветки, зелёные и красноватые плоды. Многие особи из ЦП I и ЦП II имеют изогнутые и горизонтальные ризомы. Таким образом особи приспосабливаются к особенностям среды: в ЦП I это - недостаток освещения, густые моховые за-

росли, повышенная межвидовая конкуренция, наличие в почве гравия и камней; в ЦП II - полное освещение, приземистый мохово-лишайниковый покров, пониженная межвидовая конкуренция, тонкий слой почвы, скопившийся в щелях и ямках между складками скалы.

Анализ результатов (табл. 22) позволяет сделать ряд заключений:

1. В ЦП I особи формируют воздушно-сухую массу до 1,08 г. Показатель сильно варьирует. Особи несут до 5 шт. прикорневых листьев в материнском кусте. Длина самого удлиненного черешка (2,4-14,1 см) и длина розеточного побега вместе с ризомом (0,8-18,2 см) сильно варьируют. Полицентрические особи имеют по одному столону до 50,5 см длиной. Генеративно размножающиеся особи - по одному одно-двух цветковому ортотропному побегу высотой 7,7-14 см. Вариационные ряды показателей роста и размножения по характеру распределения близки к нормальным;

2. В ЦП II особи формируют воздушно-сухую массу до 3,28 г. Особи несут до 11 шт. прикорневых листьев в материнском кусте. Длина самого удлиненного черешка (1,5-12,5 см) и длина наиболее розеточного побега вместе с самой длинной ветвью ризома (0,7- 13 см) сильно варьируют. Полицентрические особи формируют до 8 шт. столонов общей длиной до 349 см. Длина одного столона достигает 77 см. Генеративно размножающиеся особи формируют до 4 шт. одно-четырёх цветковых ортотропных побегов высотой 5,5-14,7 см. Все показатели сильно варьируют, а их ряды распределения близки к нормальным, за исключением количества цветоносных побегов (ряд распределения положительно асимметричный с большим положительным эксцессом из-за преобладания особей с одним побегом);

3. Значения F-критерия подтверждают существенность различий в морфоструктуре ЦП I и ЦП II по ряду показателей;

4. В ЦП II особи имеют большую жизненность, чем в ЦП I. Их масса в 2,4 раза выше. Они формируют в 1,5 раза больше листьев и в 2 раза больше цветоносных побегов. Сеть, сформированная их столонами, в 13 раз длиннее;

5. По двум показателям высоте цветоносного побега и длине самого удлиненного черешка (показатель высоты растения) в материнском кусте ЦП I и ЦП II схожи. Эти факты подтверждают то, что *F. vesca* в ЦП I в большей мере подвержена воздействию лимитирующих факторов среды, чем в ЦП II. Ограниченность роста особей в высоту - адаптивная реакция к короткому лету, когда растение тратит запас вещества и энергии на процессы более значимые для самоподдержания ценопопуляции. Различия в морфоструктурных показателях обусловили различие корреляционных матриц (табл. 23). В ЦП I матрица заполнена на половину и в ней 30 % связей являются тесными и очень тесными. В ЦП II матрица заполнена полностью и в ней 12 % связей являются тесными и очень тесными.

Сопоставление результатов табл. 22 и 23 позволяет сделать ряд заключений: 1) длина ризома обуславливает высоту цветоносных побегов и в некоторой степени количество цветков. Она практически не влияет на количество листьев в материнском кусте, на длину листовых черешков, на длину и количество столонов, на количество дочерних кустов; 2) количество и совокупная длина сто-

лонов слабо коррелируют с количеством листьев, с длиной листовых черешков, с количеством и высотой цветоносных побегов; 3) количество цветоносных побегов обуславливает количество цветков в период обследования и соответственно количество плодов в более поздний период; 4) корреляция между количеством цветоносных побегов и количеством листьев оценивается как средняя; 5) количество цветков и плодов тесно коррелирует с количеством листьев и с массой особей. Эти факты доказывают то, что будущий урожай плодов обусловлен жизненным состоянием особей и то, что взрослые особи *F. vesca* в составе ЦП I и ЦП II имеют равные возможности к тому, чтобы сформировать столоны.

Дальнейший ход исследований предполагает выявление продолжительности вегетации особей в ЦП I и ЦП II. Отсутствие методики определения этого показателя потребовало её разработки. Известно, что процесс естественного вегетативного размножения с помощью столонов проходит несколько стадий: 1) формирование парциального куста в физиологической связи в материнском организме; 2) частичное обособление дочерних кустов, благодаря формированию у них собственной корневой системы; 3) полное обособление дочерних кустов по причине отмирания проводящих тканей столонов. Обособившиеся таким образом раметы, как правило прибывают в иматурном онтогенетическом состоянии: имеют погружённый в почву розеточный побег. С этого момента их жизни начинается процесс формирования эпигеогенного ризома. В середине следующего вегетационного сезона такие раметы имеют тонкие, короткие, покрытые чешуями подземные побеги. Продолжительность вегетации таких особей можно принять за один год. По мере взросления особей, метомеры ризомов утолщаются в несколько раз (в ЦП I до 0,3 см, в ЦП II до 0,5 см в диаметре). При этом ряд замеров, проведённый в ЦП I, показал, что длина ризома особи с продолжительностью вегетации один год не существенно отличается от годового прироста (4-6 укороченных междоузлий) ризома взрослой особи. То же получилось в ЦП II. Исходя из всего выше сказанного, условия задачи таково: дано: l_{\min} - длина годового прироста ризома ($l_{\min} = 0,8$ см в ЦП I и $l_{\min} = 0,7$ см в ЦП II); l_i - длина ризома выборочной особи; найти: t - продолжительность вегетации особи. Получилась задача с одной неизвестной, одной переменной и одной константой. Вывожу формулу для определения продолжительности вегетации особи *F. vesca* в ценопопуляциях на основе метрических измерений эпигеогенных корневищ: $t_i = l_i / l_{\min}$ (годы). В жизни особей, возможно, были периоды вынужденного покоя, поэтому, продолжительность вегетации не идентична понятию календарного возраста особи. Результаты в табл. 24 отражают характер распределения особей по морфо-функциональным группам с учётом продолжительности их вегетации в ЦП I и ЦП II.

Таблица 22

Морфоструктурные показатели островных ценопопуляций *Fragaria vesca* (n = 55), а так же F- критерий
(данные 10.07.2007)

Параметр	Воздушно-сухая масса особи (г)		Количество (шт.)												Длина (см)						Высота цветоносного побега (см)	
			листья		столоны		дочерние кусты		цветоносные побеги		плоды		цветки		розеточный побег с ризомом		столоны		черешок			
№ ЦП	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
M	0,33	0,79	2,6	4,2	1	2,3	1	1,89	1	1,37	-	2,73	1,4	1,55	5,9	5,53	37,4	94,7	9,9	7,27	9,9	10,5
m	0,03	0,09	0,12	0,22	0	0,25	0	0,25	0	0,20	-	0,30	0,16	0,38	0,50	0,39	4,1	11	0,66	0,35	0,66	0,70
Me	0,28	0,70	3	4	1	2	1	1	1	1	-	3	1	1	5,3	5,6	42	80	9,4	7,1	9,4	10
Mo	0,20	0,80	3	4	1	2	-	1	1	1	-	3	1	1	7,3	7,5	-	80	-	7	-	10
δ	0,26	0,68	0,89	1,6	0	1,56	-	1,1	0	0,81	-	1,2	0,52	1,1	3,7	2,9	10,8	67	2,10	2,6	2,10	2,8
As	1,2	1,8	0,47	1,4	-	2,7	-	0,79	-	2,6	-	-	0,48	1,8	1,5	0,24	-	2,04	0,82	-	0,82	0,18
min	0,06	0,01	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0,8	0,7	0,53	0,53		0,25		
max	1,08	3,28	5	11	1	8	1	4	1	4	0	5	2	4	18,2	13	21,5	19	7,7	1,5	7,7	5,5
Σx _i	18,7	43,3	145	227	7	86	1	36	9	22	0	41	14	14	324	304	50,5	349	14	12,5	-	-
P 90 %	0,06	0,15	0,20	0,37	0	0,43	0	0,44	0	0,35	-	0,53	0,23	0,70	0,84	0,65	7,9	18	1,21	0,59	1,21	1,22
F ст .	7,11		3,32		-		-		-		-		4,79		1,61		37,9		1,03		1,77	
F кр.	1,42		1,42										2,46		1,42		2,74		1,42		2,33	

Корреляционная матрица для островной популяции *Fragaria vesca* (данные 10.07.2007)

Показатель	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	+0,45 / 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	+0,90 / 5	+0,78 / 4	-	-	-	-	+0,73 / 3	+0,58 / 2	+0,38 / 1	+0,61 / 2	0,56 / 2
4	+0,67 / 3	+0,11 / 1	+0,53 / 2	-	-	-	-	-	-	-	-
5	+0,46 / 2	+0,39 / 1	+0,54 / 2	+0,64 / 3	-	-	-	-	-	-	-
6	+0,67 / 3	+0,17 / 1	+0,47 / 2	+0,85 / 4	+0,84 / 5	-	+0,53 / 2	+0,47 / 2	+0,29 / 1	+0,51 / 2	+0,35 / 1
7	+0,51 / 2	+0,04 / 1	+0,29 / 1	+0,71 / 3	+0,44 / 1	+0,88 / 4	-	+0,44 / 1	+0,36 / 1	+0,76 / 3	+0,45 / 1
8	+0,07 / 1	+0,21 / 1	+0,16 / 1	+0,08 / 1	+0,42 / 1	+0,31 / 1	+0,36 / 1	-	+0,47 / 2	+0,87 / 4	+0,79 / 4
9	+0,01 / 1	-0,19 / -1	-0,01 / 1	+0,41 / 1	+0,40 / 1	+0,68 / 3	+0,15 / 1	+0,62 / 2	-	+0,83 / 4	+0,78 / 4
10	-0,07 / -1	+0,36 / 1	+0,08 / 1	+0,13 / 1	+0,62 / 2	+0,35 / 1	+0,15 / 1	+0,93 / 5	+0,07 / 1	-	+0,83 / 4
11	+0,69 / 3	+0,51 / 2	+0,64 / 3	+0,70 / 3	+0,85 / 4	+0,92 / 5	+0,65 / 3	+0,63 / 3	+0,52 / 2	+0,68 / 2	-

Примечание: верхний правый угол - ЦП I, нижний левый угол - ЦП II. 1 - количество столонов, 2 - количество дочерних кустов, 3 - длина столонов, 4 - количество цветonoсных побегов, 5 - количество плодов, 6 - количество цветков, 7 - количество листьев, 8 – наибольшая длина черешка, 9 – длина материнского розеточного побега с ризомом, 10 - высота цветоносного побега, 11 – воздушно-сухая масса. Представлены - коэффициент корреляции / балл.

Таблица 24

Морфо-функциональные спектры с учётом продолжительности вегетации особей в ценопопуляциях *Fragaria vesca* (данные 10.07.2007)

t (годы)	ЦП I						ЦП II					
	mcv	pcv	mcgr	pcgr	$\sum x_i$	%	mcv	pcv	mcgr	pcgr	$\sum x_i$	%
1	1				1	2	2				2	4
2	3				3	5	3				3	5
3	5				5	9	3	1			4	7
4	5				5	9	4	4			8	14
5	8				8	14	1				1	2
6	4		1		5	9	1				1	2
7	4	1	1		6	11		2		1	3	5
8	3	1	1		5	9	3	1		4	8	14
9	2	2	1		5	9		1		4	5	9
10	2		1		3	5		2			2	4
11	1				1	2		3	1	4	8	14
12	1			1	2	4		3		1	4	7
13	1			1	2	4		2			2	4
14												
15			1		1	2		1		1	2	4
16								1			1	2
17												
18												
19			1		1	2		1			1	2
20												
21												
22												
23	1			1	2	4						
$\sum x_i$	41	4	7	3	55		17	22	1	15	55	
%	74	7	13	6		100	31	40	2	27		100

Анализ результатов показал следующее: 1) значение критерия хи-квадрат подтвердило существенность различий морфо-функциональных спектров ($\chi^2 = 62,21$) и спектров продолжительности вегетации особей ($\chi^2 = 35,52$); 2) в ЦП I преобладающая группа моноцентрические вегетирующие («mcv») представлена особями вегетирующими 1-13 лет и 23 года. Малочисленная группа полицентрические вегетирующие («rcv») - особями вегетирующими 7-9 лет. Средняя по численности группа моноцентрические генеративно -размножающиеся («mcgr») - особями вегетирующими 6-10, 15, 19 лет. Самая малочисленная группа полицентрические генеративно размножающиеся («rcgr») - особями вегетирующими от 12 до 23 лет. Таким образом, особи приобретают способность к формированию цветоносных побегов на 6 год вегетации, к формированию столонов на 7 год. Лишь немногие из особей в той или иной мере реализуют эти способности; 3) в ЦП II средняя по численности группа «mcv» представлена особями вегетирующими от 1 года до 8 лет. Самая многочисленная группа «rcv» - особями вегетирующими от 3 до 19 лет. Группа «mcgr» включает единичную особь вегетирующую 11 лет. Группа «rcgr», по численности немного уступающая группе «rcv», представлена особями вегетирующими от 7 до 15 лет. Таким образом, особи приобретают способность к формированию столонов на 3 год вегетации; а цветоносных побегов на 7-ой год. Большинство особей в той или иной мере реализуют свои способности; 4) ЦП II по сравнению с ЦП I сформировала в 5 раз больше полицентрических систем, и в 1,5 раза больше генеративно размножающихся особей.

Обобщая результаты, прихожу к заключению, что островная популяция *F. vesca* сформирована долгоживущими особями, способными вегетировать 23 года. Не раньше, чем на 3-ий год вегетации, у особей появляется способность к формированию полицентрических систем. Способность к формированию генеративных органов появляется не раньше, чем на 6-ой год вегетации. Рост и размножение особей обуславливает различную тактику развития популяционных систем: в ЦП I она направлена на удержание территории, в ЦП II - на захват новой.

Литература

Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Изд-во Каз. ун-та, 1984. 140 с.

Юзепчук С.В. Род *Fragaria* // Флора СССР в 54 томах под ред. В.Л. Комарова. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. X. С. 58-69.

Цыганов Д.Н. Фитоиндексация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова. Т.И. Ботаника. Анатомия и морфология растений: учеб. пособ. М.: Просвещение, 1978. 481 с.

Географический Атлас России. М. Изд-во АСТ, 2009. 300 с

Дубровная С.А. Структура природных популяций земляники лесной (*Fragaria vesca* L.): Автореф. дис. ...к.б.н.. Йошкар-Ола, 2000. 23 с.

Дубровная С.А. Пространственно-временная неоднородность популяции земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) - основа её устойчивого состояния // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: мат. конф. Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2004. С. 204-205.

Фёдорова С.В. Структура и организация популяций ряда наземно-ползучих растений в разных эколого-фитоценологических условиях: Автореф. дис....к.б.н.. Казань, 2008. 22 с.

Фёдорова С.В. Популяционные отклики *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) на смену эколого-фитоценологических факторов // Труды Тигирекского заповедника. 2010. Вып. 3. С. 161-165.