

БИОИНФОРМАТИКА

УДК 582.4.9-15+ 582.4/9+ 574.21

СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКИХ СИСТЕМ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *CONVALLARIA MAJALIS* L. (CONVALLARIACEAE)

© С.В. Фёдорова

Казанский (Приволжский) федеральный университет
e-mail: s.v.fedorova@inbox.ru

Исследование проведено в концепции полицентрической модели строения организма растения, с помощью общепринятых методов популяционной экологии. В статье представлены результаты наблюдений в 2010-2012 гг. за состоянием полицентрических систем длиннокорневищного растения *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae) в сосново-березово-ландышевом фитоценозе. Аномально высокие температуры воздуха в сочетании с дефицитом осадков в июне-августе 2010 г. были критическими для роста полицентрических систем. Достаточно благоприятные для возобновления ростовых процессов у растений были последующие 2011 и 2012 гг. Выявлены изменения в сезонном ритме развития полицентрической системы в зависимости от климатического фактора. На основе анализа параметров описательной статистики морфометрических показателей, параметров распределения и параметров корреляции дана оценка состояния полицентрической системы на второе лето после кризиса. Внимание обращено на морфометрические показатели наиболее важные для функционирования полицентрической системы: 1) длина плагиотропного участка корневища; 2) количество центров побегообразования и длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем; 3) количество центров ассимиляции и площадь ассимилирующей поверхности в центрах побегообразования.

Ключевые слова: полицентрическая концепция, популяционная система, фитоценоз, климатический фактор, анализ, корневищное растение

Введение

Проблема адаптации растений к меняющимся условиям среды одна из главных в экологии растений. На решение

проблемы направлено представленное исследование, выполненное в концепции полицентрической модели строения организма растения, с помощью общепринятых методов популяционной экологии. В работе представлена концепция разработанная автором на основе анализа более 10 видов растений способных к формированию придаточной почки из разных категорий жизненных форм (Федорова, 2015а, б). В основу полицентрической модели строения организма растения положен четкий ключ к выделению 4 элементов: центр побегообразования, центр минерального питания, центр ассимиляции, центр генерации. Принципы выделения элементов – функциональная и морфологическая дифференциация организма растения на органы.

Объектом исследования служит полицентрическая система *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae) как счётная единица популяционной системы (ПС). ПС понимается как надорганизменная самоорганизованная саморазвивающаяся система вида. ПС в границах фитоценоза понимается как ценопопуляция.

Способность к формированию

полицентрической системы у *C. majalis* обусловлена развитием гипогеогенного плагиотропного корневища на самых ранних стадиях онтогенеза генетты (организм, развивающийся из семени) (Васильев и др., 1978; Серебрякова и др., 2007). На третий год жизни у генетты, которая до этого ведёт подземный образ жизни из-за подземного способа прорастания семени, в естественных местообитаниях формируется ортотропный участок корневища. Последний несёт две генерации листьев (низовые чешуевидные и верховые ассимилирующие с влагалищной трубкой и эллиптической пластинкой), терминальную почку скрытую влагалищной трубкой (почка возобновления) и 2–3 шт. пазушных почек. В благоприятных условиях среды из пазушной почки может сформироваться плагиотропный участок корневища, который в зоне торможения поменяет направление роста и формирует ортотропный участок с 4–5 шт. боковых почек и с 2–3 шт. ассимилирующих листьев. Моноподиальное нарастание ортотропного участка корневища способствует формированию все большего количества пазушных почек. В генеративном онтогенетическом состоянии (в естественных местообитаниях наступает на 7 год жизни генетты) в полицентрической системе формируются цветоносы из пазушных почек самых верхних чешуевидных листьев на годичном побеге. В течение мая и первой декады июня на цветоносах могут сформироваться цветки. Позднее до середины осени – плоды и ягоды. В нормальных климатических условиях фаза оранжевых ягод отмечается с середины июля. Ягоды могут сохраниться на побегах до наступления периода с постоянными отрицательными температурами. По

мере реализации своих потенциальных способностей нижняя часть ортотропного участка корневища отмирает, верхняя продолжает нарастать в течение многих лет и по мере роста втягивается в почву контрактивными корнями. На рис. 1 представлены гербарные образцы элементов полицентрической системы *C. majalis*.

В полицентрической модели строения организма на примере *C. majalis*: 1. Центр побегообразования – это ортотропный участок корневища снабжённый органами; 2. Центр минерального питания – это вегетативный узел с мочкой придаточных корней; 3. Центр ассимиляции – это пластинка ассимилирующего листа; 4. Центр генерации – это цветок и плод на разных фазах развития.

Обособление ортотропного участка корневища от плагиотропного (физиологическое или механическое) способствует формированию потенциально долговечного клона *C. majalis*. В естественных местообитаниях в травяном ярусе *C. majalis* формирует заросли, в составе которых имеются полицентрические системы с разветвленными и неразветвленными корневищами со сдвинутыми несколькими центрами побегообразования (Кропотова, 1970; Крылова, 1974; Любарский, Полуянова, 1984; Карпова, 2004; Кацовец, 2011).

Цель – выявить особенности сезонного ритма развития полицентрической системы *Convallaria majalis* в естественных местообитаниях после кризиса вызванного климатической аномалией.

Задачи:

1. Охарактеризовать эколого-ценологические условия местообитания *C. majalis* в сосново-березово-ландышевом фитоценозе;

2. Описать изменение в развитии полицентрической системы в зависимости от климатического фактора;

3. Охарактеризовать сезонные изменения морфометрических показателей полицентрической системы на основе анализа параметров описательной статистики; распределения и корреляции на второе лето после климатической аномалии.

Материалы и методика

Исследование проведено вблизи биогеостанции Казанского (Приволжского) Федерального Университета (К(П)ФУ) в Республике Татарстан (Зеленодольский район, Васильевское лесничество, о/п «Обсерватория» Горьковской ж.д.). Ценопопуляция *C. majalis* выделена из сосново-березово-ландышевого фитоценоза на серой лесной легкосуглинистой почве (*Pinus sylvestris* L. + *Betula pendula*

Roth. – *C. majalis*), который расположен в средней части склона южной экспозиции III надпойменной террасы р. Волга (рис. 2). Крутизна склона 20°. Показатели древесного яруса: 1) *P. sylvestris*. Высота 20-40 м. Обхват стволов на уровне груди – 85, 95, 104, 122, 128, 195 см. Диаметр стволов на уровне груди – 30, 31, 35, 42, 44, 63 см; 2) *B. pendula*. Высота 15,-25 м. Обхват стволов на уровне груди – 26, 62, 92, 105, 115, см. Диаметр стволов на уровне груди – 25, 28, 43, 44, 50 см; 3) сомкнутость крон 60 %. В подлеске – молодые деревья видов-эдификаторов и *Tilia cordata* Mill. высотой не более 2 м. Полный состав травостоя с учётом проективного покрытия видов представлен в табл. 1. Покрытие выражено в баллах по шкале КТШ-5 (Любарский, 1974). В ней баллам 1, 2, 3, 4 и 5 соответствуют интервалы покрытия 0–4–16–36–64–100%.

Климат в районе исследования умеренно-континентальный с холодной

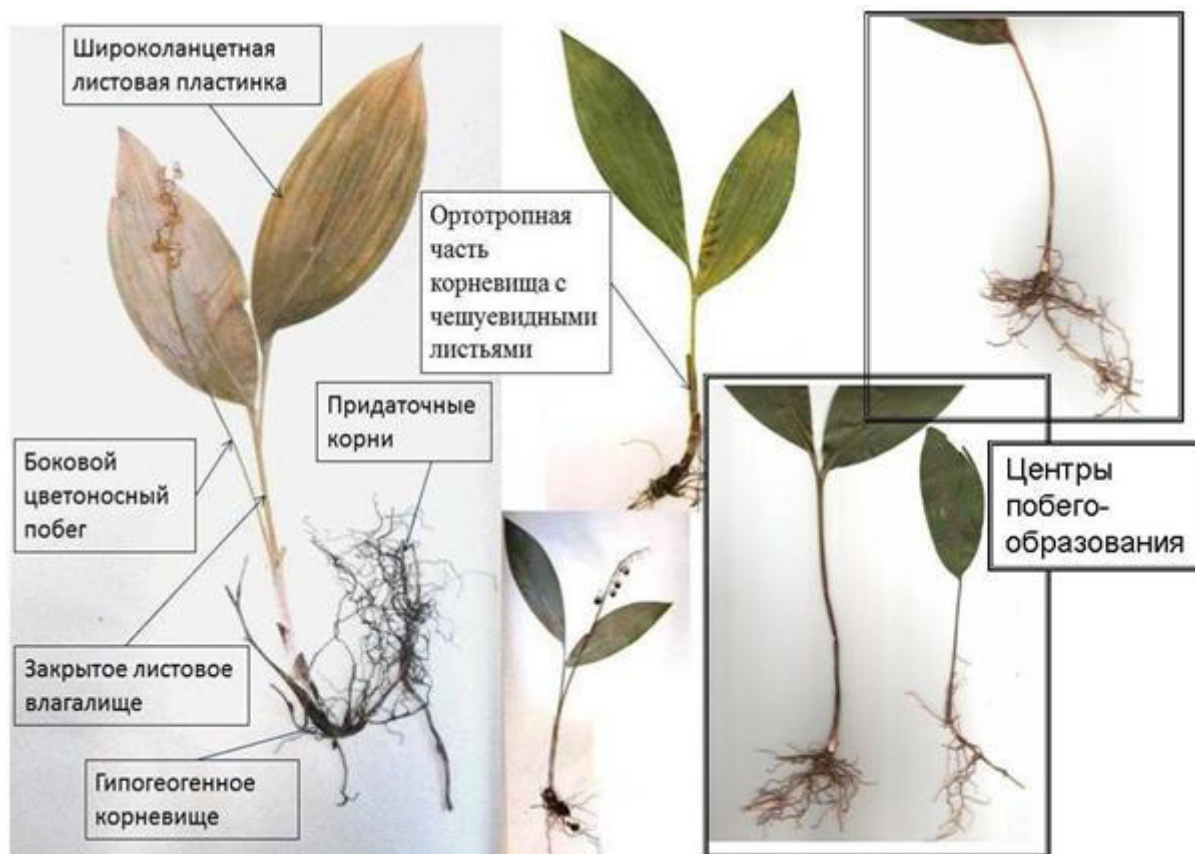


Рис. 1. Элементы полицетрической системы *Convallaria majalis*



Рис. 2. Сосново-березово-ландышевый фитоценоз на склоне южной экспозиции (о.п. Обсерватория Горьковской ж.д). Дата съемки 26.02 2013. Автор фото – Н.Г.Конова

зимой и теплым летом. Вегетационный сезон у растений продолжается с апреля по октябрь. Климатические условия летом 2010, 2011 и 2012 гг. существенно различались. Так, 2010 г. был с аномально высокой температурой воздуха и с дефицитом осадков, 2011 и 2012 гг. были без климатической аномалии. Данные о среднесуточной температуре и сумме осадков в летние месяцы разных лет получены в климатической обсерватории К(П)ФУ.

В 2010–2011 гг. проводилось визуальное наблюдение за состоянием надземных органов *S. majalis*. Летом 2012 г. три раза (в июне, июле, августе)

был осуществлён контрольный сбор полицентрических систем (по 20 экз. за раз) в зонах максимального обилия ценопопуляции. Отбор был сплошным, а выборка репрезентативной. Каждая полицентрическая система была оценена по наиболее важным для её функционирования морфометрическим показателям. Это: 1) количество центров побегообразования; 2) длина плагиотропного участка корневища; 3) длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем; 4) площадь ассимилирующей поверхности в центре побегообразования. Периоды между датами сбора контрольных

образцов растений оценены по суммарному количеству осадков и сумме среднесуточных температур.

Расчёт ряда статистических параметров, которые характеризуют варьирование, распределение показателей полицентрической системы *C. majalis* и климатические факторы, корреляционные связи между показателями, сходство и различие между показателями из разных контрольных дат были рассчитаны с помощью стандартных пакетов компьютерных программ в редакторе Microsoft Excel. В таблицах и на рисунках они представлены символами: \bar{M} – среднее арифметическое; m – стандартная ошибка; Δ – доверительный интервал на уровне значимости 90%; M_0 – мода; σ – среднее квадратическое отклонение; $C_v, \%$ – коэффициент вариации; $\text{Lim } x_i$ – границы варьирования; n – объем выборки; Σx_i – сумма вариантов; $f, \%$ – эмпирическая частота вариант в выборочной совокупности; k – число степеней свободы; R^2 – уровень достоверности аппроксимации; r – коэф-

фициент корреляции; F – критерий соответствия (согласия) Р. Фишера; t_d – критерий достоверности разности Стьюдента; χ^2 – критерий соответствия К. Пирсона (использована формула (Лакин, 1990):

$$\chi^2 = 4 \sum (f_1^2 / (f_1 + f_2)) - \sum (f_1 + f_2), \text{ где } f_1 \text{ и } f_2 - \text{ частоты сравниваемых распределений.}$$

Для улучшения восприятия результатов исследования использованы некоторые приемы: 1) значение критериев различия и сходства между выборочными показателями и значение коэффициента корреляции определены на 4-х уровнях значимости (90; 95; 99; 99,9%), что в таблицах отражено соответствующим количеством звездочек (*; **; ***; ****); 2) значение коэффициента корреляции оценено по 5-бальной квадратично-радикализованной шкале (КРШ-5) Е.Л. Любарского (Любарский, Полуянова, 1984). В ней интервалы значения коэффициента корреляции 0,0001–0,45–0,63–0,77–0,89–0,999 соответствуют баллам 1, 2, 3, 4, 5. Баллы отражают тесноту корреляции

Таблица 1

Проективное покрытие видов в травостое в сосново-березово-ландышевом фитоценозе. Оценка покрытия в баллах по шкале КТШ-5. Данные 2012 г.

Список видов	Июнь	Июль	Август
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	1	1
<i>Carex pilosa</i> Scop.	2	3	3
<i>Carex contigua</i> Hoppe.	2	3	3
<i>Chelidonium majus</i> L.	1	1	1
<i>Convallaria majalis</i> L.	3	4	3
<i>Fragaria vesca</i> L.	1	2	2
<i>Hypericum perforatum</i> L.	1	1	1
<i>Galium mollugo</i> L.	1	2	2
<i>Glechoma hederacea</i> L.	1	1	2
<i>Milium effusum</i> L.	2	2	2
<i>Poa annua</i> L.	1	1	1
<i>Poa pratensis</i> L.	2	2	2
<i>Solidago virgaurea</i> L.	1	1	1
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	1	1	1

между показателями в ряду «очень слабая – слабая – средняя – тесная – очень тесная» соответственно; 3) для корреляционного анализа составлены таблицы-матрицы. В них в левой поло-матрице представлено значение коэффициента корреляции, а в правой – представлена его оценка в баллах; 4) для анализа распределения выбрано ранжирование показателя на 5 классов, что позволяет охарактеризовать право-модальное и лево-модальное отклонение от нормального; 6) для анализа зависимости показателя от климатического фактора подобрана наиболее достоверная аппроксимация.

Результаты и их обсуждение

В табл. 2 представлены статистические параметры, характеризующие климатические условия летних месяцев в 2010–2012 гг. Летом 2010 г. очень высокие температуры сочетались с безоблачной погодой. С 12 июля по 18 августа не выпадали осадки, среднесуточные температуры варьировали в диапазоне 21,1–32,6°C, дневная температура поднималась до 45–51°C. Пожары, охватившие ряд близлежащих территорий (в том числе лесных), способствовали возникновению смога, нависшего в районе исследований на 3 недели. Многолетние растения в таких обстоятельствах изменили свой сезонный ритм развития: центры генерации быстро завершали процесс плодоношения, центры ассимиляции в середине июля прекратили свою функцию, центры побегообразования сохранили только подземные органы. Это в полной мере относится и к объекту исследования *C. majalis* в сосново-березово-ландышевом фитоценозе. Под лесным пологом сформировалась «мёртвая зона».

Летом 2011 г. климатические условия были благоприятными для роста растений. В июне-июле среднесуточные температуры не переходили порог в 28,7°C. Осадки выпадали с периодичностью не более 7 дней. Дожди не были чрезвычайно интенсивными. Суммарное количество осадков достигло 174,1 мм. В это время шёл процесс возобновления ассимилирующей активности исследуемой ценопопуляции *C. majalis*.

Летом 2012 г. климатические условия были не столь благоприятными, как в 2011 г., но процесс возобновления ценопопуляции *C. majalis* в сосново-березово-ландышевом фитоценозе продолжался. Рассмотрим подробно, как это было.

Изменение пробных фрагментов ценопопуляции в контрольные даты зафиксировано на фотоснимках (рис. 3). Изменение морфометрических показателей полицентрической системы *C. majalis* в контрольные даты представлены в табл. 3. Процесс нарастания полицентрической системы отражен на рис. 4.

В начале июня покрытие *C. majalis* в зонах максимального обилия



Рис. 3. Фрагменты ценопопуляции *Convallaria majalis* из сосново-березово-ландышевого фитоценоза летом 2012 г. Автор фото – Конова Н.Г.

Таблица 2

Изменение среднесуточной температуры и суммарного суточного количества осадков в летние месяцы 2010-2012 гг.

Месяц	Параметр	2010 г.		2011 г.		2012 г.	
		°C	мм	°C	мм	°C	мм
Июнь	M±Δ	22,31±1,4	0,39±0,30	18,14±1,01	4,30±2,03	20,6±0,87	1,09±0,82
	σ	4,4	0,97	3,3	6,6	2,8	2,6
	Mo	21,1	0	20,7	0	18,7	0
	Lim x _i	14,9-30,1	0-4,8	12-24,4	0-21,9	14,1-26,3	0-11
	Σ x _i	669,27	11,7	544,1	128,9	618	32,8
Июль	M±Δ	26,6±1,1	0,30±0,32	24,26±0,71	1,46±1,3	22,30±1,08	1,39±1,2
	σ	3,7	1,07	2,3	4,3	3,5	3,9
	Mo	29,1	0	24,2	0	21,4	0
	Lim x _i	18,2-32,2	0-55	18,7-28,7	0-22,9	16,7-29,2	0-16,1
	Σ x _i	824,6	9,2	752	45,2	691,4	43,2
Август	M±Δ	23,25±2,08	1,28±0,73	19,52±1,4	0,73±10,6	20,29±1,2	1,8±1,30
	σ	30,9	2,4	-	1,9	4,0	4,3
	Mo	6,8	0	4,7	0	23,4	0
	Lim x _i	9,8-32,6	0-9,6	11,5-28,2	0-9,9	12,5	0-22,7
	Σ x _i	720,7	39,8	605,2	22	628,9	66,2

ценопопуляции достигало 70–80%. Центры побегообразования были размещены группами разной плотности. В некоторых группах центры ассимиляции соседних центров побегообразования перекрывали друг друга, причем некоторые из них были поврежденными беспозвоночными животными. Полицентрические системы имели корневища с длиной плагиотропного участка 25,7–31 см и по одному центру побегообразования. Некоторые имели центры генерации в фазе зеленых ягод. Длина ортотропного участка корневища с листовым

влагалищем в центре побегообразования варьировала в диапазоне 9–14 см, площадь ассимилирующей поверхности – в диапазоне 55,2–86,8 см².

В начале июля прирост полицентрической системы в среднем был таков: плагиотропный участок корневища удлинился на 6,9 см, ортотропный участок корневища с листовым влагалищем вытянулся вверх на 0,9 см, ассимилирующая поверхность увеличилась на 14,8 см². К этому времени элементы ассимилирующего листа (листовая пластинка и влагалище) завершили свой рост. Наблюдалось

высыхание краев листовых пластинок. Процесс плодоношения продолжался. Центры генерации находились в фазе зелёных и оранжевых ягод. Причем, первые в количественном эквиваленте преобладали.

Процесс плагиотропного и ортотропного нарастания корневища продолжался и в более поздний период, что привело к увеличению соответствующих показателей полицентрической системы к началу августа (табл. 3, рис. 4). Процесс

плодоношения продолжался. Центры генерации находились в фазе зелёных и оранжевых ягод. Причем, вторые в количественном эквиваленте преобладали. Количество усыхающих центров ассимиляции увеличилось. Многие из них были повреждены мучнисто-росяными грибами.

Подытоживая двухмесячные наблюдения, отмечу, что скорость роста системы корневища менялась с июня по август незначительно. Это обуславливает то,

Таблица 3

Изменение морфометрических показателей (n=20) полицентрической системы *Convallaria majalis* в ценопопуляции из сосново-березово-ландышевого фитоценоза летом 2012 г.

Показатель	Параметры	7.06.12	9.07.12	11.08.12
Площадь ассимилирующей поверхности, см ²	M±m _M	74,5±2,3	89,3±1,4	Рост листовой пластинки закончен
	σ	10,2	6,27	
	C _v , %	14	7	
	Lim x _i	55,2-86,8	79,7-101,3	
	Σ x _i	1490,7	1787,7	
	Δ	4,0	2,4	
Длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем, см	M±m _M	12,3±0,28	13,2±0,23	14,1±0,14
	σ	1,26	1,03	0,66
	C _v , %	10	8	5
	Lim x _i	9-14	10,5-14,4	12,7-15,1
	Σ x _i	247,9	265,7	282,8
	Δ	0,48	0,40	0,25
Длина плагиотропного участка корневища, см	M±m _M	28,9±0,30	35,8±0,57	42,8±0,62
	σ	1,34	2,55	2,78
	C _v , %	5	7,1	6
	Lim x _i	25,7-31	30,7-39,8	38,9-47,4
	Σ x _i	579,6	716,6	857,4
	Δ	4,6	0,98	1,07

что соответствующие кривые (рис. 4) похожи на возрастающие прямые линии. Среднестатистическая полицентрическая система *C. majalis* в составе ценопопуляции: 1) увеличила площадь ассимилирующей поверхности после 7 июня на 14,8 см²; 2) увеличила длину плагиотропного участка корневища на 14,1 см за два месяца (7.06–11.08) и длину ортотропного участка корневища с листовым влагалищем на 1,8 см за два месяца. Центры генерации

постепенно формировали семена. Центры ассимиляции по завершении роста элементов листа постепенно теряли свою основную функцию из-за естественного физиологического процесса, механического повреждения животными, грибных заболеваний. Проективное покрытие вида снижалось.

Изменение среднего значения морфометрических показателей полицентрической системы *C. majalis* в

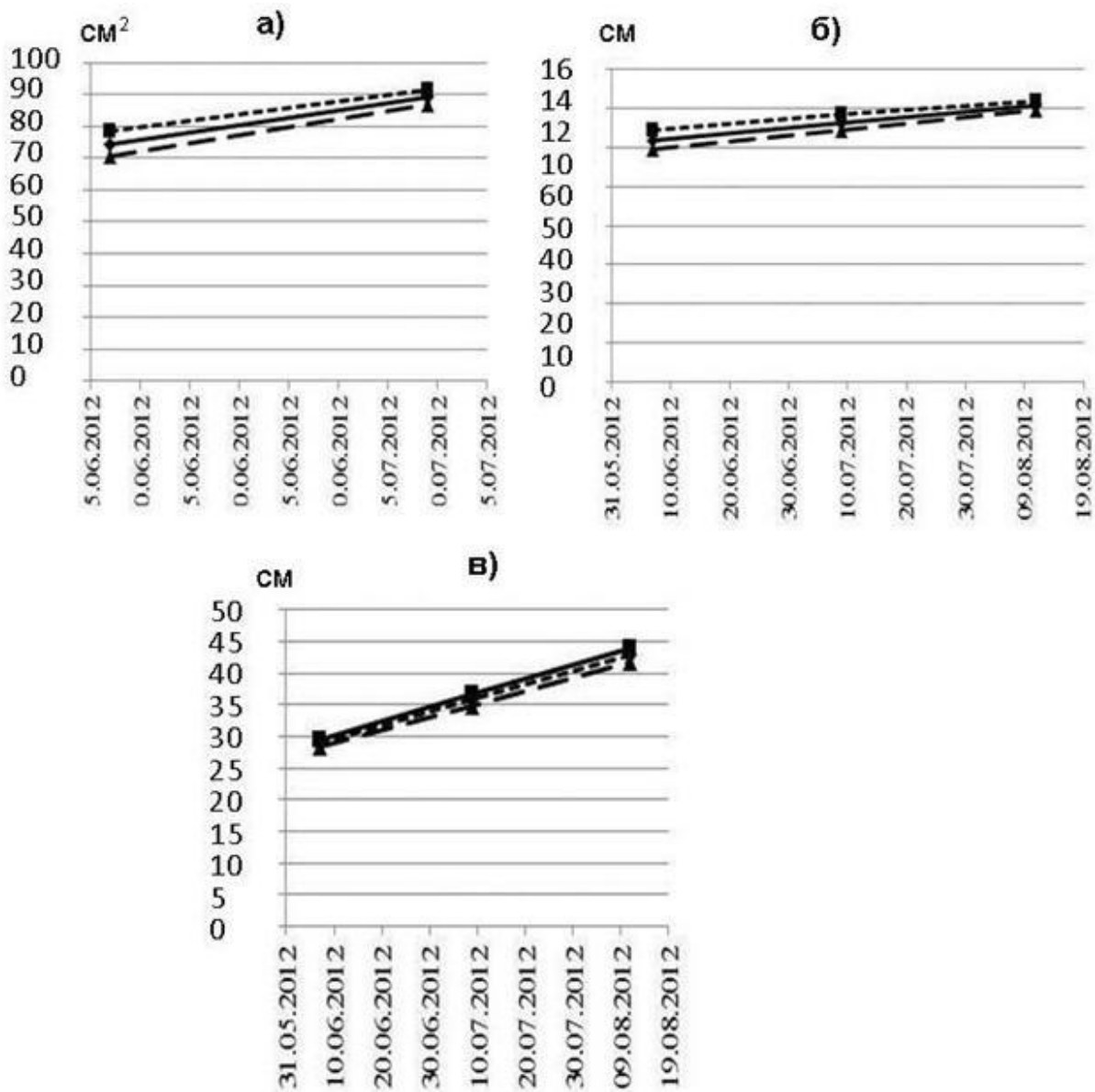


Рис. 4. Изменение морфометрических показателей ($n = 20$) полицентрической системы *Convallaria majalis* в ценопопуляции из сосново-березово-ландышевого фитоценоза летом 2012 г. По оси абсцисс – дата. По оси ординат – среднее значение и границы доверительного интервала показателей: а) площадь ассимилирующей поверхности, см²; б) длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем, см; в) длина плагиотропного участка корневища, см

зависимости от увеличения суммы осадков и суммы температур летом 2012 г. представлено на рис. 5-6. В период наблюдения отмечался рост вегетативной сферы полицентрической системы в первую очередь плагиотропного и ортотропного участков корневища. Это подтверждает наличие очень тесной зависимости процесса роста полицентрической системы от суммы летних температур и суммы осадков в период с июня по август при благоприятных погодных условиях.

Результаты статистической обработки (табл. 3-4) позволили сделать ряд заключений, касающихся переустройства в популяционной организации *S. majalis*, обусловленные сезонным ритмом развития полицентрической системы в составе ценопопуляции.

Коэффициенты вариации площади ассимилирующей поверхности в июне и в июле различаются между собой ($C_v = 14$ и 7% соответственно). При этом значения F -критерия и td -критерия превышают критические. Это позволяет говорить о том, что по данному показателю в морфологической структуре ценопопуляции *S. majalis* произошла существенная перестройка.

Коэффициенты вариации длины ортотропного участка корневища с листовым влагалищем в июне и в июле, а также длины плагиотропного участка корневища в июле и в августе низкие ($C_v = 10$ и 8% ; $C_v = 7$ и 6% соответственно). При этом значения F -критерия для соответствующих показателей ниже критических, а значения td -критерия выше критических. Такой расклад статистических параметров объясним следующим. Полицентрические системы прирастают в периоды между контрольными датами. Из-за низкой скорости нарастания они слабо дифференцируются по показателям

прироста. Такие обстоятельства не приводят к существенным изменениям в морфологической структуре ценопопуляции *S. majalis* за месячный период.

Коэффициенты вариации длины ортотропного участка корневища с листовым влагалищем в июле и в августе, а так же длины плагиотропного участка корневища в июне и в августе ещё более низкие ($C_v = 8$ и 5% ; $C_v = 5$ и 6% соответственно). При этом значения F -критерия и td -критерия для соответствующих показателей выше критических. Это обусловлено дифференциацией полицентрических систем по скорости нарастания корневища, которая в это время проявилась настолько, что в морфологической структуре ценопопуляции *S. majalis* наступила перестройка.

Рассмотрю характер распределения полицентрических систем по морфометрическим показателям в течение лета (рис. 7). Распределение по площади ассимилирующей поверхности в начале июня имеет право-модальное отклонение с максимумом в 40% . В начале июля распределение имеет два отклонения право- и лево-модальное в 30% каждое. Сходство рядов распределения не подтверждается (χ^2 меньше критического значения) (табл. 4). Это обусловлено тем, что одни полицентрические системы завершили рост центров ассимиляции, а другие его продолжали. Распределение по длине ортотропного участка корневища с листовым влагалищем с июня по июль имело право-модальное отклонение с максимумом в 50 и 40% соответственно. В начале августа распределение приближается к нормальному. Распределение по длине плагиотропного участка корневища в начале июня и июля имеет право-модальное отклонение с максимумом в

35%. В начале августа характер отклонения изменяется, становится лево-модальным с максимумом в 30%. Сравнение аналогичных рядов распределения в июне и в августе показало, что сходство между ними не подтверждается (χ^2 больше критического значения). Анализируя представленные результаты, снова прихожу к выводу о том, что медленная скорость нарастания корневища не способствует раннему выявлению перестройки в морфологической структуре ценопопуляции *C. majalis*. И только по завершению 2-х месячного периода вегетации структура претерпевает существенные изменения, связанные со сменой характера распределения полицентрических систем по длине элементов корневища.

Корреляционные матрицы (табл. 5) отражают наличие очень слабых, слабых и средних положительных и отрицательных связей между морфометрическими показателями полицентрической системы *C. majalis*. В начале июня процессы разрастания корневища и ассимилирующей поверхности происходят в достаточной степени независимо друг от друга, т.е. пластические вещества внутри полицентрической системы расходуются на два в равной степени приоритетных направления роста. В начале июля процесс удлинения плагиотропного и ортотропного участков корневища происходит благодаря замедлению процесса роста центра ассимиляции, т.е. приоритетным становится процесс подземного разрастания полицентрической системы. В

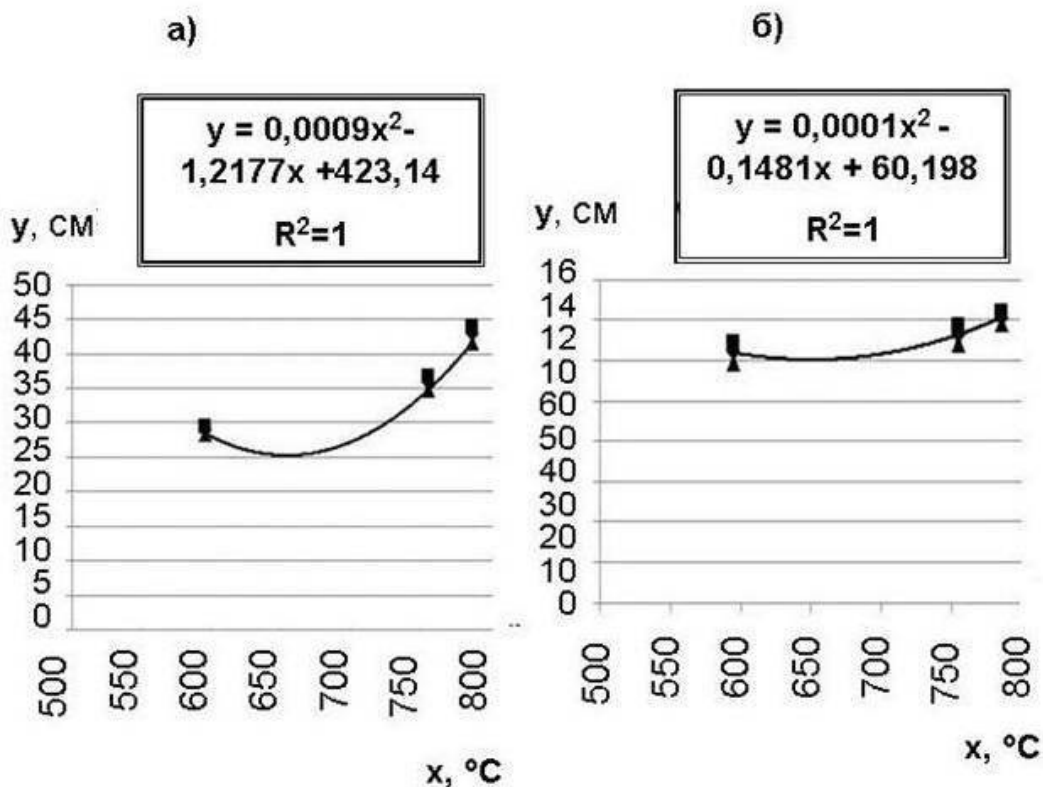


Рис. 5. Изменение морфометрических показателей (n=20) полицентрической системы *Convolvularia majalis* в ценопопуляции из сосново-березово-ландышевого фитоценоза в зависимости от температуры воздуха летом 2012 г. По оси абсцисс – сумма среднесуточных температур за период между наблюдениями, °C. По оси ординат – среднее значение и границы доверительного интервала показателей: а) длина плагиотропного участка корневища, см; б) длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем, см

начале августа приоритетным становится процесс плагиотропного роста корневища. Такая тактика развития растения способствует снижению конкуренции за свет и почвенное питание, поиску более благоприятного места для работы центров минерального питания и будущих центров побегообразования. Проведу сравнение полученных результатов с результатами, полученными ранее вне связи с климатической аномалией, чтобы выявить особенности изученной ценопопуляции.

Е.Л. Любарским и В.И. Полуяновой (1984) в сосново-вейниково-ландышевом фитоценозе, который расположен по соседству с районом исследования, было проведено исследование структуры ценопопуляции *S. majalis*. Авторами было выявлено, что: 1) вегетирующая часть ценопопуляции представлена полицентрическими

системами с неветвящимися, либо с разветвлёнными надвое плагиотропными корневищами; 2) полицентрическая система имеет от 1 до 4 шт. центров побегообразования; 3) распределение по разным морфометрическим показателям в середине июля имело лево-модальное отклонение; 4) коэффициент вариации морфометрических показателей вегетивной сферы полицентрической системы был очень высоким (более 70%). Похожая картина (но с несколько другими средними показателями полицентрической системы) наблюдалась в период до 2010 г. в соседних регионах другими авторами в других эколого-ценотических условиях (Кропотова, 1970; Крылова, 1974; Карпова, 2004; Кацовец, 2011).

Существенное расхождение между результатами, представленными в данной статье и в других публикациях по

Таблица 4

Критерии для оценки разницы и сходства морфометрических показателей полицентрической системы в ценопопуляции *Convallaria majalis* из сосново-березово-ландышевого фитоценоза летом 2012 г.

Показатель	Критерии	Сравниваемые даты		
		7.06.12 и 9.07.12	7.06.12 и 11.08.12	9.07.12 и 11.08.12
Площадь ассимилирующей поверхности, см ²	F (k=38)	2,68**	-	-
	t _d (k=38)	5,12****	-	-
	χ ² (k=4)	40,3***	-	-
Длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем, см	F (k=38)	1,47	3,62**	2,46**
	t _d (k=38)	6,22****	5,05****	3,19***
	χ ² (k=4)	8,7	12,8*	8,5
Длина плагиотропного участка корневища, см	F (k=38)	3,60**	4,28****	1,18
	t _d (k=38)	17,74****	20,28****	8,90****
	χ ² (k=4)	3,5	18,8***	14,7**

Таблица 5

Изменение корреляционной матрицы, составленной для ценопопуляции *Convallaria majalis* из сосново-березово-ландышевого фитоценоза летом 2012 г. В левой поло-матрице приведены значения коэффициента корреляции (r), в правой – они продублированы баллами по шкале КРШ-5

Дата	Показатель (n=20)	1	2	3
7.06.12	1 – площадь ассимилирующей поверхности, см ²		+2	+1
	2 – длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем, см	+0,46**		-1
	3 – длина плагиотропного участка корневища, см	+0,08	-0,02	
9.07.12	1		-1	-3
	2	-0,28		+1
	3	-0,67***	+0,27	
11.08.12	1			
	2			-1
	3		-0,33	

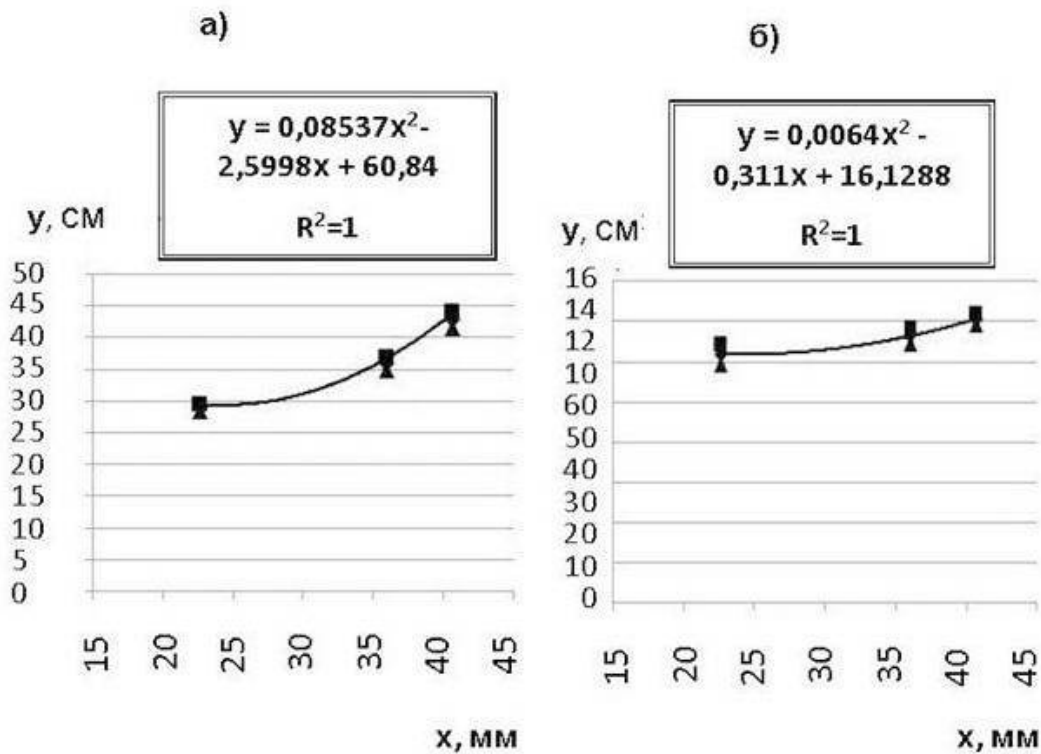


Рис. 6. Изменение морфометрических показателей (n = 20) полицентрической системы *Convallaria majalis* в ценопопуляции из сосново-березово-ландышевого фитоценоза в зависимости от количества осадков летом 2012 г. По оси абсцисс – сумма осадков за период между наблюдениями, мм. По оси ординат – среднее значение и границы доверительного интервала показателей: а) длина плагиотропного участка корневища, см; б) длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем, см

материалам до 2010 г., с учётом выявленной тесной зависимости между скоростью разрастания полицентрической системы *C. majalis* и климатическим фактором можно объяснить погодной аномалией.

В период возобновления после кризиса вызванного климатической аномалией часть ценопопуляции *C. majalis* с активными центрами побегообразования была представлена полицентрическими системами одинаковой жизненности с длинным неветвящимся корневищем. Отсутствие полицентрических систем с относительно коротким корневищем можно объяснить двумя причинами:

1) в период засухи полицентрические системы партикулировали с образованием неравноценных дочерних элементов. Тогда запасы пластических веществ были израсходованы на более мощные дочерние элементы, которыми и были в тот период контрольные полицентрические системы; 2) полицентрические системы с другими характеристиками корневища не сформировали центры ассимиляции в контрольный год и не попали в выборку. Таким образом, в почве осталась резервная часть ценопопуляции *C. majalis* – полицентрические системы с неактивными центрами побегообразования.

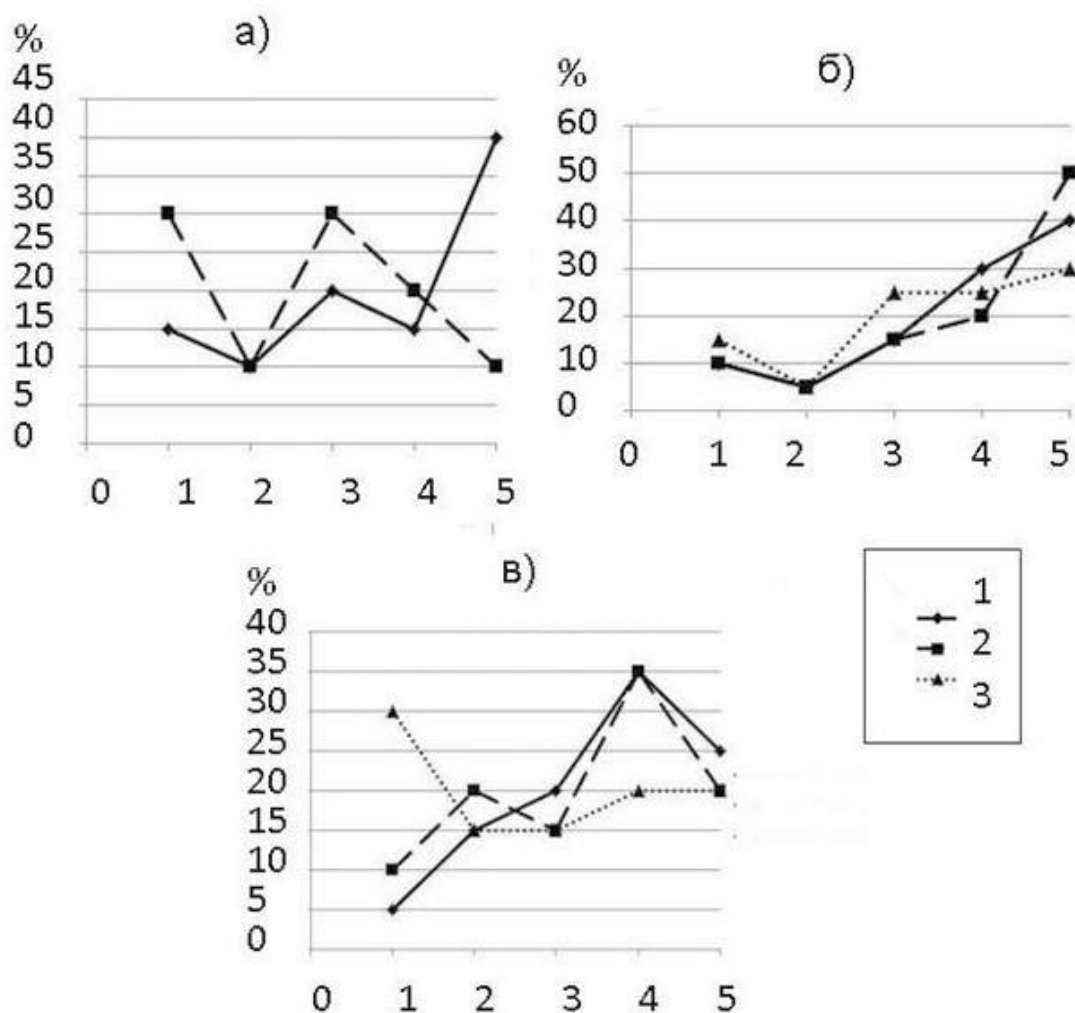


Рис. 7. Изменение кривой распределения морфометрических показателей (n=20) полицентрической системы *Convallaria majalis* в ценопопуляции из сосново-березово-ландышевого фитоценоза летом 2012 г. По горизонтали – № класса. По вертикали – частота распределения показателей (f, %): а) площадь ассимилирующей поверхности, см²; б) длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем, см; в) длина плагиотропного участка корневища, см. 1-3 контрольная дата: 1 – 7.06.12; 2- 9.07.12; 3 – 11.08.12

В более благоприятных климатических условиях состав ценопопуляции может измениться: центры побегообразования в различных полицентрических системах активизируются, сформируют центры ассимиляции и центры генерации. Это проявится: в 1) увеличении проективного покрытия; 2) увеличении скорости нарастания корневища; 3) усилении дифференциации полицентрических систем по темпам развития. И, следовательно, будет способствовать: 1) увеличению коэффициента вариации морфометрических показателей; 2) смене характера распределения показателей. Таким путем может реализовываться жизненная стратегия популяционной системы *C. majalis*, представленная в публикациях не связанных с климатической аномалией.

Выводы

1. На территории Республики Татарстан вблизи био-геостанции К(П) ФУ произрастает сосново-березово-ландышевый фитоценоз на серой лесной среднесуглинистой почве. Популяционная система *Convallaria majalis* (Convallariaceae) из данного фитоценоза послужила объектом для исследования сезонного ритма развития полицентрических систем растения в разных климатических условиях.

2. Сезонный ритм развития полицентрической системы *C. majalis* находится в очень тесной зависимости от суммы осадков и от суммы температур накопленных с июня по август.

3. Аномальное по климатическому фактору лето 2010 г. (в июне-июле среднесуточные температуры в течение 11 дней превышают порог в 29⁰С, сумма осадков достигает 29,9 мм; перерыв между дождями превышает 14 дней) полицентрические системы *C. majalis* до начала августа теряют центры генерации и центры ассимиляции.

4. После перезимовки в мае 2011 г. полицентрические системы *C. majalis* формируют центры ассимиляции и способствуют повышению проективного покрытия ценопопуляции. В нормальное по климатическому фактору лето (в июне-июле среднесуточные температуры достигают 28,7⁰С, суммарное количество о сумма осадков достигает 174,1 мм, перерыв между дождями не превышает 7 дней) полицентрические системы *C. majalis* только в конце сентября полностью теряют центры ассимиляции.

5. После перезимовки в мае 2012 г. полицентрические системы *C. majalis* формируют центры ассимиляции и способствуют повышению проективного покрытия ценопопуляции до 70–80%. В нормальное по климатическому фактору лето (в июне-июле среднесуточные температуры в течение 2-х дней превышают порог в 29⁰С, сумма осадков достигает 76 мм, перерыв между дождями не превышает 14 дней) полицентрические системы *C. majalis* только в конце сентября полностью теряют центры ассимиляции.

6. Летом 2012 г. с начала июня до конца первой декады августа ценопопуляция *C. majalis* была представлена полицентрическими системами с одним центром побегообразования и с неразветвлёнными корневищами, у которых длина плагиотропного участка в июне составила 25,7–31 см, а в августе – 38,9–47,4 см.

7. Показатели прироста полицентрической системы *C. majalis* на второе лето после кризиса таковы:

1) в июне (7.06.2012) площадь ассимилирующей поверхности составила 55,2–86,8 см²; в июле (9.07.2012) – 79,1–101,3 см². Среднестатистический прирост составил 14,8 см²;

2) с июля по август (7.06.2012–

11.08.2012) длина плагиотропного участка корневища прирастала со средней скоростью 6,9 см в месяц и в августе составила 38,9-47,4 см;

3) с июля по август (7.06.2012–11.08.2012) длина ортотропного участка корневища с листовым влагалищем прирастала со средней скоростью 0,9 см в месяц и в августе составила 12,7–15,1 см.

8. Процесс нарастания полицентрической системы *S. majalis* летом 2012 г. по мере увеличения суммы осадков и суммы температур в период с июня по август, обусловлен удлинением плагиотропного участка корневища и ортотропного участка корневища с листовым влагалищем.

8. Дифференциация полицентрических систем *S. majalis* по площади ассимилирующей поверхности летом 2012 г. проявилась по окончанию роста элементов листа в начале июля. Дифференциация таковых по длине ортотропного и плагиотропного участков корневища проявилась только по истечении двухмесячного периода к началу августа.

Благодарности

Работа выполнена в соответствии с Российской Государственной программой Повышение конкурентоспособности Казанского федерального университета.

Конфликт интересов

Автор подтверждает, что данные не содержат какого-либо конфликта интересов.

Л и т е р а т у р а

Васильев А.Е. и др. Ботаника. Анатомия и морфология растений: учеб. пособ. – М., 1978. – 480 с.

Карпова О.А. Особенности структуры и развития ценопопуляций ландыша майского в условиях степного Заволжья:

автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Самара, 2004. – 18 с.

Кацовец Е.В. Эколого-фитоценологические особенности ландыша майского в степном Заволжье (на примере Красносамарского лесного массива): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Самара, 2011. – 20 с.

Кропотова И.И. Эколого-ценотическая характеристика майского ландыша (*Convallaria majalis* L.) в различных условиях произрастания: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1970. – 18 с.

Крылова И.Л. Ландыш майский // Биологическая флора Московской области. – М., 1974. – Вып. 1. – С. 21–33.

Лакин Г.Ф. Биометрия: учеб. пособ. – М., 1990. – 352 с.

Любарский Е.Л. Об оценке проективного покрытия компонентов травостоя // Экология. 1974. – № 1. – С. 98–99.

Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. – Казань, 1984. – 140 с.

Серебрякова Т.И. и др. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений: учеб. – М., 2007. – 543 с.

Федорова С.В. *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae): полицентрическая модель строения организма, морфометрия, продуктивность // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2015. – С. 308–313. – DOI http://repository.kpfu.ru/?p_id=113171

Фёдорова С.В. Методологические основы популяционного исследования растений с вегетативным размножением // V Всероссийская геоботаническая школа-конференция с международным участием (Санкт-Петербург 4–9 октября, 2015 г.): сб. тез. Санкт-Петербург, 2015. – С. 153. – DOI http://repository.kpfu.ru/?p_id=114881

Статья поступила в редакцию 15 августа 2013 г.

SEASONAL RHYTHM OF DEVELOPMENT OF POLYCENTRIC SYSTEMS IN CENOPOPULATION OF *CONVALLARIA MAJALIS* L. (CONVALLARIACEAE)

S. V. Fyodorova

Kazan Federal University, Kazan, Russia

Key words: polycentric concept, population system phytocenosis, climatic factor, analysis, rhizome plant

The study was conducted in the concept of a polycentric model of the structure of the body plant, using conventional methods of population ecology. The article presents the results of observations in 2010–2012 the state of the polycentric system of the long-rhizome plant *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae) in the phytocenosis: *Pinus sylvestris* L. + *Betula pendula* Roth. – *C. majalis* Abnormally high temperatures in combination with a deficit of rainfall in the June-August 2010 were critical for the growth of polycentric systems. Quite

favorable for the resumption of growth processes in plants was the next 2011 and 2012. Changes in the seasonal rhythm of the development of a polycentric system, depending on climatic factors have been identified. Based on the analysis of morph-metric parameters of descriptive statistics indicators, distribution parameters and correlation parameters assessed the state of a polycentric system in the second summer after the crisis. The attention paid to the morph-metric parameters most important to the functioning of polycentric system: 1) the length of the portion plagiotropic rhizomes; 2) the number of shoot-formation centers of and the length of orthotropic rhizomes plot with leaf sheaths; 3) the number of assimilation centers and the surface area of assimilating of the shoot-formation center.

Tabl. 5. Il. 7. Bibl. 11.