

Biomorphology and coenopopulations' structure of *Triglochin maritima* L. (family Juncaginaceae) along the tidal gradient on the Holarctic seas' coasts

Sergienko L.¹, D'yachkova T.², Androsova V.³, Fokusov A.⁴

Биоморфология и структура ценопопуляций *Triglochin maritima* L. (семейство Juncaginaceae) по градиенту заливания на побережьях

Голарктических морей

Сергиенко Л. А.¹, Дьячкова Т. Ю.², Андросова В. И.³, Фокусов А. В.⁴

¹Сергиенко Людмила Александровна / *Sergienko Lyudmila* – доктор биологических наук, профессор;

²Дьячкова Тамара Юрьевна / *D'yachkova Tamara* – кандидат биологических наук, доцент;

³Андросова Вера Ивановна / *Androsova Vera* – кандидат биологических наук, доцент;

⁴Фокусов Андрей Викторович / *Fokusov Andrej* – аспирант,

кафедра ботаники и физиологии растений, эколого-биологический факультет,

Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск

Аннотация: в статье представлены результаты исследования популяции *Triglochin maritima* L. в приливно-отливной зоне литорали Белого моря. Показано, что в зависимости от степени заливания и субстрата меняется виталитетно-онтогенетическая структура популяции, биоморфологические показатели. При достижении определенных условий действия абиотических и биотических факторов растения *T. maritima* быстро адаптируются к ним путем изменения организменных и ценопопуляционных параметров. В условиях нестабильного субстрата самоподдержание популяции осуществляется в пределах приливно-отливной зоны только вегетативным путем – путем партикуляции с образованием неомоложенных партикул.

Abstract: the article presents the results of a study of population of *Triglochin maritima* L. in the intertidal zone of the White Sea coast. It is shown that the vitality-ontogenetic structure of population and its biomorphological characteristics significantly change depending on the tidal level and substrate structure. Upon reaching the certain conditions of the action of abiotic and biotic factors of *T. maritima* plants quickly adapt to them by modifying organismic and cenopopulation parameters. In an unstable substrate, self-sustaining populations is carried out within the tidal zone supported only by vegetative way – forming the not rejuvenationative particuly.

Ключевые слова: *triglochin maritima* L., ценопопуляция, приливно-отливная зона, побережье, Белое море.

Keywords: *triglochin maritima* L., coenopopulation, tidal zone, White Sea.

УДК 582.571.2

Популяционная биология видов растений, обитающих в приморских экотопах в зоне постоянно меняющихся экологических условий в периоды отлива и прилива в Карелии, до настоящего времени детально не изучалась. Исследования особенностей пространственной структуры популяций доминантных видов, биоморфологии особей, накопления ими биомассы может лежать в основе разработки системы биомониторинга на разных уровнях организации для оценки состояния прибрежных экосистем с целью прогнозирования и минимизации рисков их нарушения.

Объектом исследования является *Triglochin maritima* L. – триостренник морской (сем. Ситниковидные – *Juncaginaceae*) – доминирующий вид приморских местообитаний, корневищный гемикриптофит с розеткой мясистых листьев и кистевидным верхушечным соцветием. Самовозобновление ценопопуляций осуществляется, в основном, вегетативным путем – партикуляцией разрастающейся особи, так как соленость воды прорастание семян ограничивает, что подтвердили данные экспериментов, в которых было установлено более успешное прорастание семян в пресной воде [Khan, Ungar, 1999; Masuda, Maki, Yahara, 1999].

В основу работы легли полевые исследования, проводившиеся в приливно-отливной зоне на западном побережье Белого моря, выбранного в качестве эталона побережий Голарктических морей. Поморский берег Онежской губы Белого моря под воздействием приливов очень изрезан и образует бухты и губы с многочисленными мелкими скалистыми островами, являющимися беломорскими аналогами шхер. Примером этого служит полуостров «Лопский», на западном побережье которого и было выполнено исследование.

Для определения структурно-функциональных характеристик *T. maritima* по градиенту изменения факторов в условиях литоральной зоны была заложена пробная площадь на однородных участках приморской растительности с доминированием *T. maritima* шириной 10м и длиной до линии уреза малой воды в максимальный отлив. Верхней границей пробной площади была линия максимальных штормовых выбросов, нижняя граница совпадала с максимальным отливом.

На пробной площади визуально были выделены три зоны, отличающиеся по длительности заливания, типу субстрата и дренажу.

Зона I начинается от нижней границы береговой растительности на слабо дерновых почвах заросшей приморской террасы (общее проективное покрытие растительности 50%) и четко отделяется от нее линией штормовых выбросов. Основной субстрат этой зоны – задернованный песок с гравием, микрорельеф не выражен, дренаж слабый. Согласно океанографической классификации Вайяна [Vaillant, 1891, цит. по: Кафанов и др., 2004] зона I занимает импульверизационную супралитораль. Зона II находится ниже I зоны на 3м, субстрат – задернованный суглинок с гравием, микрорельеф не выражен, дренаж довольно слабый. По океанографической классификации Вайяна зона II занимает верхнюю литораль. Зона III расположена ниже I зоны на 6м, нижняя граница зоны установлена произвольно и совпадает с линией уреза малой воды в отлив, основной субстрат – средний суглинок с илистыми пятнами на поверхности микрорельеф не выражен, дренаж очень слабый. По океанографической классификации Вайяна зона III занимает среднюю и нижнюю литораль.

Вся пробная площадь была разбита на учетные площадки размером 1х1м, на которых проведены геоботанические описания растительности по общепринятым методикам [Ипатов, Кирикова, 1997; Сергиенко, Фокусов, 2015]. Популяционный анализ проводили по общепринятым в биологии методам [Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Подходы к изучению..., 1987]. Тип популяции определяли, используя классификацию А. А. Уранова и О. В. Смирновой [1969]. Сбор материала для определения биоморфологических параметров проводили случайным методом, для характеристики пространственной структуры популяции все особи в пределах пробной площади были учтены и закартированы. На каждой учетной площадке подсчитывали количество особей (клонов) и отмечали их возрастные состояния: виргинильные, генеративные и сенильные. Отнесение особи к той или иной возрастной группе проводили визуально по размерам клонов, которые образует разрастающаяся особь и партикул (вегетативно образовавшихся побегов), наличию соцветий, размерам центральной отмирающей части клона и количеству отмирающих партикул. Счетной единицей в ценопопуляции этого вида была биологическая единица – особь и соответствующая ей фитоценотическая единица – клон, поэтому в статье эти термины являются равнозначимыми. С использованием метода полной раскопки [Шалыт, 1960] определяли общую биомассу особей, отдельно надземной и подземной частей, биомассу вегетативных и генеративных побегов, проводили измерение основных морфологических показателей (высоту надземных побегов, длину корней, длину и ширину наибольшего листа, длину цветочной стрелки, длину соцветия). Репродуктивное усилие у генеративных особей определяли как соотношение веса органов генеративной сферы к общей массе особи [Newell, Framer, 1978]. Для статистического анализа использовали компьютерные программы «Microsoft Excel - 7» и «Statistica for Windows».

Основные характеристики растительного покрова прибрежной полосы западного побережья Белого моря приведены в таблице 1.

Таблица 1. Характеристика растительного покрова прибрежной полосы

Параметры	Вся пробная площадь	I зона	II зона	III зона
Среднее общее проективное покрытие, %	17,4±21,9	18,7±19,6	15,6±21,6	17,9±23,8
Среднее число видов на учетных площадках, шт.	1,2±1,3	1,6±1,6	0,9±1,0	1,0±1,0
Среднее значение проективного покрытия отдельных видов, %				
<i>Triglochin maritima</i>	11,1±14,0	10,4±11,9	11,8±16,7	10,9±13,4
<i>Plantago maritima</i>	1,7±6,7	2,2±5,4	0,8±3,3	2,1±8,9
<i>Juncus gerardii</i>	1,4±5,9	0,7±2,0	0,7±4,3	2,3±8,2
<i>ssp.atrofuscus</i>				
<i>Tripolium vulgare</i>	1,2±5,4	3,2±6,8	1,1±7,1	0,1±0,6
<i>Puccinellia maritima</i>	0,8±3,01	1,8±4,3	0,8±3,1	0,2±1,0
<i>Leymus arenarius.</i>	0,6±6,2	0	0,03±0,2	1,4±9,7
<i>Bolboshoenus maritimus</i>	0,3±1,8	0	0	0,6±2,8
<i>Carex subspathacea</i>	0,1±0,8	0,1±0,5	1,2±1,2	0
<i>Glaux maritima</i>	0,1±0,8	0,1±0,7	0,03±0,2	0,2±1,1
<i>Atriplex nudicaulis</i>	0,01±0,1	0	0,03±0,2	0
<i>Phragmites australis</i>	0,01±0,07	0,02±0,1	0	0
<i>Salicornia europaea</i>	0,06±0,29	0,2±0,5	0,1±0,2	0

Согласно полученным результатам, общее проективное покрытие видов в изученных зонах прибрежной полосы Белого моря было почти одинаковым, составляя в среднем 17,4%. В сложении покрова прибрежной полосы принимали участие 13 видов. На учетных площадках число видов в среднем составило 1,2. В пределах выделенных зон отмечено участие 8–9 видов. Можно отметить экспансию

вида *Phragmites australis* с верхней супралиторальной зоны на нижнюю супралитораль, а также единичное участие корневищного вида *Bolboshoenus maritimus* в зарастании верхней литорали.

Как видно из представленных в таблице данных, проективное покрытие *T. maritima* на учетных площадках варьировало в пределах 10 – 20%, составляя, в среднем, на всей пробной площади 11%. Доля участия этого доминантного вида составляет свыше 50% во всех выделенных зонах. Доля участия остальных видов не превышала 12%.

В таблице 2 представлены средние значения некоторых морфологических количественных, линейных и весовых показателей зрелых генеративных особей *T. maritima*.

Таблица 2. Биоморфологические показатели побегов *Triglochin maritima* в разных зонах заливания

Параметры	CV	I зона	II зона	III зона
Общее число побегов в клоне, шт.	47	77,3±13,6	47,7±18,3	130±25,87
Число вегетативных побегов, шт.	49	66,7±15,5	43,3±15,5	115±30,4
Число генеративных побегов, шт.	67	10,7±2,0	4,3±2,8	15±8,8
Число листьев на побеге, шт.	32	3,9±0,9	4,17±1,62	4,33±1,30
Длина листа, см	21	30,9±4,0	28,2±5,2	33,1±8,9
Ширина листа, см	37	0,3±0,06	0,3±0,07	0,3±0,08
Длина цветоноса, см	37	38,2±7,9	37,4±7,7	47,1±20,4
Длина соцветия, см	48	20,1±5,3	18,9±6,6	24,0±13,9
Высота надземных вегетативных побегов, см	21	30,0±4,5	29,6±5,0	33,1±8,8
Высота надземных генеративных побегов, см	36	37,0±9,0	33,6±5,2	45,3±21,7
Длина корней, см	25	13,2±3,3	11,7±2,5	15,4±3,3
Сухая масса корней, г	63	21,9±13,4	10,5±1,7	30,8±14,6
Сухая масса надземных вегетативных побегов, г	69	21,4±2,7	17,38±6,6	45,7±32,9
Сухая масса надземных генеративных побегов, г	46	10,5±4,1	5,6±0,7	29,3±25,2
Общая сухая масса особи, г	83	53,9±11,1	33,4±6,0	70,6±79,8
Репродуктивное усилие (РУ), %	34	21	17	26

Из полученных данных следует, что особи, произрастающие в зоне III, имели наибольшее общее количество партикул (побегов) в клоне, в том числе вегетативных и генеративных, отсюда и наибольшую биомассу. Следует особо отметить, что такие биоморфологические показатели растений, как общее число побегов в клоне, число вегетативных и генеративных побегов растений в зоне III, в два раза превышали эти значения для зон I и II. Кроме того, растения в зоне III имели большую сухую массу корней и их длину, что характеризует их реализованное усилие по прочному закреплению в субстрате зоны, подвергаемой более сильному волновому и ледовому воздействию.

В изученной популяции *T. maritima* растения были представлены только одной биоморфой – неявиноплицентрической. Вследствие того, что вид относится к короткокорневищным многолетним растениям, основным способом самоподдержания популяций является вегетативное размножение без ярко выраженного омоложения старых материнских особей – в пазухах розеточных листьев развиваются столоны, заканчивающиеся зимующим клубнеобразным укороченным побегом с двумя мясистыми чешуевидными листьями.

Численность ценопопуляции в пределах пробной площади составила в зоне I – около 60 клонов, в зоне II – около 30, в зоне III – почти 40 клонов.

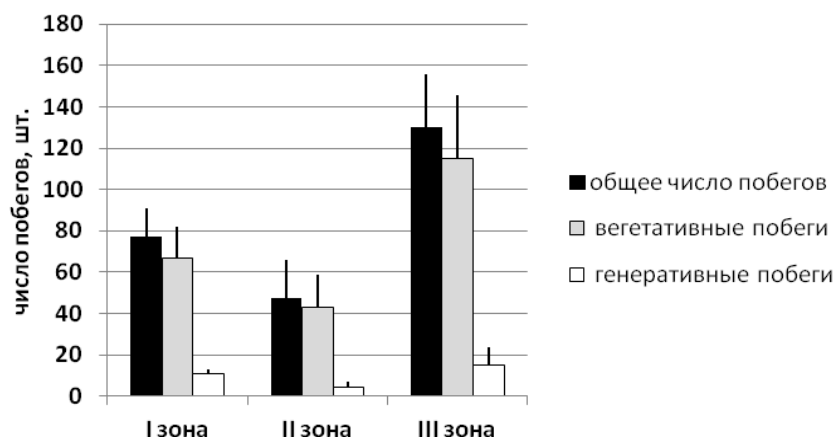


Рис. 1. Число побегов *Triglochin maritima* в одном клоне в разных зонах заливания

Оценка биометрических параметров растений, произрастающих в нестабильных экотопических условиях, показала, что морфологические показатели вегетативных и генеративных побегов *T. maritima* в трех выделенных экотопических зонах имеют различия – вегетативные побеги имели несущественные различия по высоте, а генеративные побеги в зоне III были выше, чем в зонах I и II примерно на 10 см за счет формирования более длинных цветоносов.

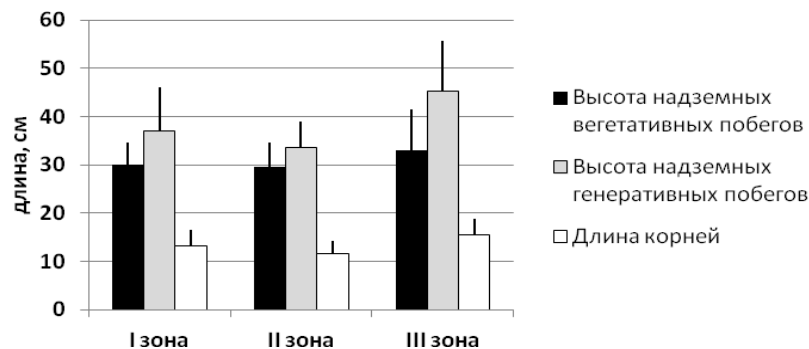


Рис. 2. Морфологические показатели побегов *Triglochin maritima* в разных зонах заливания

Как видно из данных таблицы, наибольший коэффициент вариации наблюдается у таких признаков, как число генеративных побегов ($CV = 67$), число вегетативных побегов ($CV = 49$) в клоне, общее количество партикул ($CV = 47$) и длина колоса ($CV = 48$). Наименьший коэффициент вариации имеют длина листа ($CV = 21$), высота вегетативного побега ($CV = 21$) и длина корней ($CV = 25$). Репродуктивное усилие (РУ) растений в трех зонах не превышает 30%, причем наименьшее значение этого показателя у растений зоны II.

Наиболее важным признаком популяций является их возрастная структура. Эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость (Заугольнова, Смирнова, 1978). В популяции *T. maritima* визуально были выделены группы особей по возрастному состоянию по следующим признакам: размер клона, мощность партикул, наличие цветоносов и их мощность, размер отмирающей центральной части клона. На основании этих признаков были выделены три возрастных группы особей: *вегетативные* – клон без видимых признаков отмирания центральной части, без цветоносов, партикулы молодые; *генеративные* – с выраженной начальной партикуляцией (началом распада центральной части клона), более мощные по ряду морфологических признаков, с цветоносами, *сенильные* – без цветоносов, с явно преобладающими процессами отмирания, но еще сохраняющие свою структуру за счет наличия вегетативных партикул по периферии.

Таблица 3. Биометрические параметры особей *Triglochin maritima* разных возрастных состояний

Параметры	Вегетативные особи (V)	Генеративные особи (G)	Сенильные особи (S)
Число листьев на побеге, шт.	4,6±1,1	3,8±0,9	4,0±0,8
Длина листа, см	23,8±4,3	32,3±4,1	20,6±2,3
Ширина листа, см	0,2±0,07	0,3±0,06	0,2±0,04
Длина цветоноса, см	–	36±8,61	–

Длина соцветия, см	–	20,56±6,34	–
Высота надземных вегетативных побегов, см	20,4±2,7	32,6±3,8	19,0±3,6
Высота надземных генеративных побегов, см	–	32,4±13,6	–
Длина корней, см	16,5±3,0	23,7±3,0	25,1±4,3

Полученные в ходе исследования популяции доминантного вида приморских сообществ *T. maritima* результаты свидетельствуют об изменениях структурных параметров по градиенту заливания на верхней и средней литорали, и нижней супралиторали. Растения *T. maritima* адаптируются к определенным значениям абиотических и биотических факторов путем изменения организменных и популяционных параметров. Однако, значения общего проективного покрытия растений не изменяется за счет ротации факультативных галофитных видов в соответствии с их эколого-ценотического оптимумом.

Таким образом, проведенное исследование поддерживает вывод М.Г. Попова [Попов, 1963] о том, что «адаптивная эволюция является, прежде всего, соматической, затрагивая в первую очередь именно вегетативные органы» [Попов, 1963, с. 13]. Высокий уровень варьирования всех биометрических и популяционных показателей у особей *T. maritima* свидетельствует о больших адаптационных возможностях вида, реализуемых на территории побережий Голарктических морей.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России (проект № 6.724.2014/к).

Литература

1. Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журнал общей биологии, 1978. Т. 39, № 6. С. 849–858.
2. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций: методические разработки для студентов биологических специальностей / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, И. М. Ермакова и др. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1986. 74 с. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб.: СПбГУ, 1997. 316 с.
3. Подходы к изучению популяций и консорций: метод. разработки для студ. биол. спец. / Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М., Жукова Л. А. М.: МГПИ, 1987. 78 с.
4. Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.: АН СССР, 1963. 135 с.
5. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники, 1950. Т.1. С. 465–483.
6. Сергиенко Л. А., Фокусов А. В. Ценопопуляционная структура *Plantago maritima* L (Подорожник морской, сем. Plantaginaceae Подорожниковые) в приморских экосистемах западного побережья Белого моря // Проблемы современной науки и образования, 2015. № 31. С. 12–14.
7. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. LXXIV. Вып. 1. С. 119–134.
8. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
9. Шальт М. С. Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения // Полевая геоботаника: В 4 т. М.; Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 163–208.
10. Newell S. J., Frater E. J. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. // Ecology, 1978. № 2. P. 228–234.
11. Ungar I. A., Khan M. A. Effect of salinity on seed germination of *Triglochin maritima* under various temperature regimes // Great Basin Naturalist 59(2), 1999. P. 144–150.