

С. Е. Петрова

БИОМОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CENOLOPHIUM DENUDATUM* (HORNEM.) TUTIN (ARIACEAE) НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ

Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin — многолетнее травянистое растение из семейства Ариáceае. Распространен на всей европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, ареал также включает Среднюю Азию и Европу [1]. Встречается по берегам водоемов, на пойменных и приморских лугах [2]. Особый интерес представляет изучение вида в прибрежно-морских условиях обитания на северной границе ареала, где растение вынуждено приспосабливаться к специфическим условиям среды, главным образом, к влиянию морской воды. Ранее растения, описанные с побережья Белого моря, выделялись некоторыми систематиками в самостоятельный вид *C. lapponicum* Nyl. ex Nyl. & Sael., отличающийся от типового *C. denudatum* шероховатостью лучей зонтика, строением лепестков, длиной конечных листочков. Однако уже Б. К. Шишкин [3] отмечал, что изучение материала не дает оснований для выделения особого вида, а все указанные признаки могут варьировать в широком диапазоне. Таким образом, *C. denudatum* имеет протяженный ареал и встречается как в приполярье на северных морских побережьях, так и во многих южных районах на пойменных лугах и близ пресных водоемов. Это представляет значительный эколого-биологический интерес в связи с вопросом о выявлении адаптивных особенностей видов в контрастных экологических условиях, в частности, на границах ареала. Целью работы было изучение жизненного цикла и описание биоморфы *C. denudatum* на северной границе ареала в условиях приморских лугов, эпи- и супралиторали Белого моря (на территории Беломорской биологической станции МГУ), анализ возрастной структуры популяций и характера распределения растений вдоль береговой линии, а также экологических условий, позволяющих виду успешно существовать в специфическом местообитании.

Методы и материалы исследования

Наблюдения за ценопопуляциями растений, выявление возрастного спектра, сбор и фиксацию в этиловом спирте материала для морфологического и анатомического анализа проводили на природе в течение августа 2009 и 2011 гг. на территории Беломорской биологической станции МГУ.

Для периодизации большого жизненного цикла растений использовали методику, предложенную Т. А. Работновым [4], с учетом дополнений, внесенных А. А. Урановым [5]. Характеристику жизненных форм составляли по классификации И. Г. Серебрякова [6, 7] и разработкам Т. И. Серебряковой [8]. Онтогенетические спектры и другие параметры ценопопуляций описывали по методике, предложенной в ряде эколого-популяционных работ [9–11]. Составление формул соотношения отмерших, цветущих

Петрова Светлана Евгеньевна — кандидат биологических наук, младший научный сотрудник, МГУ имени М. В. Ломоносова; e-mail: petrovavsveta@list.ru

© С. Е. Петрова, 2013

ных и вегетативных побегов на растениях проводили путем изучения выборок генеративных и субсенильных особей. Популяционные расчеты делали исходя из анализа растений на квадратах (1 м²), заложенных на непрерывных площадках-трансектах. Всего было изучено 1248 особей.

В процессе анатомических исследований анализировали особенности строения вегетативных органов генеративных растений, поперечные срезы делали безопасной бритвой от руки. После соответствующей гистохимической обработки [12] готовили временные препараты, срезы заключали в глицерин.

Плотность устьиц подсчитывали путем фиксации их числа на известной площади; затем находили среднее арифметическое из сделанных промеров (не менее 30) и делали пересчет на 1 мм² [13]. Коэффициент палисадности — отношение высоты клеток столбчатого мезофилла к общей толщине мезофилла — выражен в процентах. Все статистические обработки проводили по стандартной методике [14]. Фотографии срезов делали с помощью цифровой фотокамеры Axiosam MRC, встроенной в микроскоп Axioplan 2 Imagin.

Большой жизненный цикл

В латентном периоде *C. denudatum* представлен зародышем. Зародыш относительно крупный, длиной около 1 мм, дифференцирован на осевую часть, две приблизительно равные ей по длине семядоли и почечку, представленную группой меристематических клеток.

В природных условиях на побережье Белого моря всходы появляются в начале июня, нередко проростки (р) можно встретить и в августе, особенно они многочисленны у береговой линии. Семядольная пластинка (рис. 1, а) голая ланцетовидная, с притупленной верхушкой длиной 10–17 мм, шириной 2–2,5 мм, плавно переходящая в черешок длиной 5–15 мм. Гипокотиль длиной 6–11 мм, главный корень — 30–40 мм.

С развитием из терминальной почечки первого листа растение вступает в ювенильную (j) фазу развития. Первый лист (рис. 1, б) голый, длинночерешковый, трехрассеченный с трехраздельным центральным сегментом. При образовании 3–4 ювенильных листьев, что наблюдается к началу или концу августа, междоузлия несколько удлиняются, но побег остается розеточным. В пределах его прослеживается слабовыраженная гетерофиллия: пластинки последующих вышерасположенных листьев становятся более расчлененными. Корневая система ювенильного растения аллоризная. Главный корень заметно утолщается и углубляется в почву на 6–10 см. По мере разворачивания все новых листьев на нем становятся хорошо видны бугорки с развивающимися на них боковыми эфемерными корнями. Рано закладываются и многолетние якорные корни, как правило, первый близ основания главного корня. Осенью разросшийся гипокотиль и основание главного корня проявляют контрактильность, в результате которой терминальная почка возобновления, защищенная влагилицами 3–4 редуцированных листьев, оказывается заглубленной в субстрат. На ювенильном этапе растение пребывает в течение всего первого вегетационного сезона, образуя к его концу от 4 до 5 розеточных отмирающих на зиму листьев. Семядоли сохраняются на протяжении всей ювенильной фазы развития или же засыхают в середине первого вегетационного сезона.

На иматурном (im) этапе онтогенеза, начинающемся на втором году жизни, растения сохраняют моноподиальное нарастание побега (рис. 1, в). В розетке насчитывается

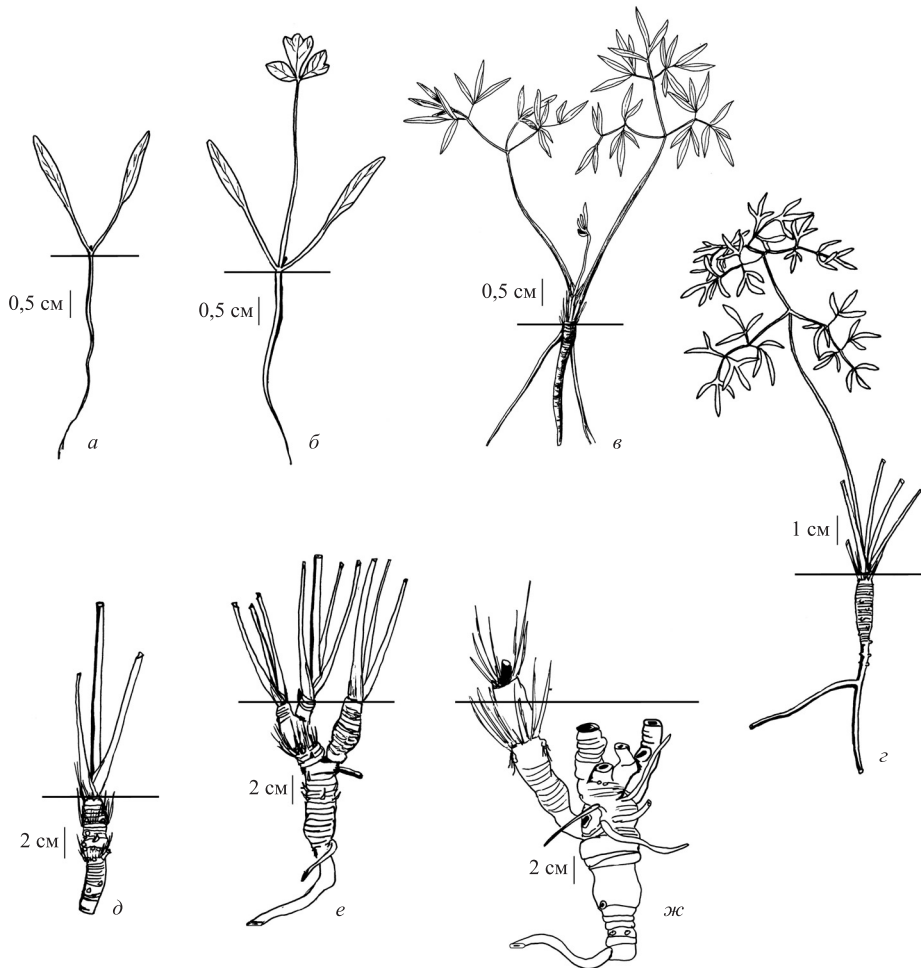


Рис. 1. Разновозрастные особи *Cenolophium denudatum*:

а — проросток (р), *б* — ювенильное растение (j), *в* — имматурное (im), *з* — взрослое вегетативное (v), *д* — молодое генеративное (g_1), *е* — средневозрастное генеративное (g_2), *ж* — субсильное (ss) растения.

от 3 до 5 листьев новой генерации, в их пазухах, так же как и у листьев предыдущей генерации, закладываются почки. Листовые пластинки, утрачивая черты ювенильности, становятся дважды-, трижды перистосложными с тремя-четырьмя парами боковых листочков первого порядка. У имматурных растений за счет погружающихся в грунт прошлогодних приростов главного побега образуется короткое ортотропное эпигеогенное корневище. На его поверхности сохраняются волокнистые остатки отмерших листьев, служащие надежной защитой для пазушных почек. Главный корень у основания утолщенный, морщинистый, слабо ветвящийся, имеет у некоторых растений протяженную, а у некоторых слабовыраженную контрактильную зону; уходит в почву до 40 см. На нем, а также на толстых боковых корнях имеются многочисленные бугорки, возникающие в виде каллусной массы, служащей очагом заложения групп тонких питающих корней. Последние чаще функционируют в течение первой половины лета,

а затем отмирают; именно они служат для всасывания воды, в то время как мощный главный и боковые корни играют в основном опорную и проводящую роли. Наличие такого рода бугорков, или «бородавочек», и сезонных корней отмечал также В. Н. Голубев [15] у некоторых зонтичных и крестоцветных лесостепной зоны.

Взрослые вегетативные растения (v) имеют розеточный главный побег (рис. 1, z), с четырьмя-пятью длинночерешковыми неопушенными листьями. Пластинка в очертании широко треугольная, трижды-, четырежды перистосложная, с тремя-четырьмя парами боковых листочков, коленчато изогнутая книзу. Рахис и черешочки боковых листочков изогнуты в местах их причленения. В пазухах нижних розеточных листьев закладываются почки. Корневище может включать метамеры как с длинными, так и с укороченными междоузлиями, которые нередко чередуются. Наличие на осевых подземных органах морщинистых и гладких участков, а также развитие вынужденно удлиненных ветвей корневища связано с периодичностью засыпания этих органов песком и илистыми наносами. Главный корень и толстые боковые корни слаборазветвленные, простираются горизонтально на глубине 7–10 см, охватывая радиус до 60 см.

К цветению растения переходят на третьем-четвертом году жизни. При этом из терминальной почки главного побега развивается ортотропный полурозеточный цветоносный побег с тонко бороздчатым, голым, заполненным стеблем. Побег высотой 35–68 см с четырьмя-шестью листьями. Генеративный побег разветвлен до двух-трех порядков, при этом чаще всего число паракладиев не превышает 3. Терминальный двойной зонтик включает от 3 до 30 лучей, обертка образована семью-девятью шиловидными листочками, оберточка — девятью-десятью шиловидно-ланцетовидными листочками. Каждый из простых зонтиков имеет от 6 до 27 цветков, сидящих на цветоножках разной длины. Корневище, включающее приросты главного побега прошлых лет, одето войлоком из отмерших листьев, в пазухах которых имеется резерв почек. Ветвление корневищ происходит за счет одновременного раскрытия нескольких почек из аксиллярных комплексов прошлогодних годичных приростов. Из них возникают боковые розеточные побеги, которые в течение нескольких лет остаются в вегетативном состоянии, затем постепенно погружаются в почву, преобразуясь в ветви вертикального корневища.

Для распознавания и характеристики особей поствиргинильного состояния автором данной статьи учитывалось: число цветоносных (ЦвП), вегетативных (ВегП) и отмерших прошлогодних монокарпических (ОтП) побегов. Для удобства составлялись формулы изученных особей: $ОтП/(ЦвП+ВегП)$. Так, у молодых генеративных растений (g_1) (рис. 1, d) и у временно нецветущих (в.н.) ОтП отсутствует или единично, ЦвП равно единице, ВегП может быть 0, 1 или 2.

В средневозрастном генеративном состоянии (g_2) растения переходят к регулярному базисимподиальному возобновлению (рис. 1, e), побеги их значительно более мощные, чем у молодых генеративных. В центре побеговой системы хорошо видны основания отмерших цветоносных побегов. Обычно формируется один генеративный побег замещения, а также 1–2 боковых вегетативных розеточных побега, которые через несколько лет зацветают. Таким образом, происходит последовательная смена отмерших побегов новыми полициклическими монокарпическими побегами возрастающих порядков. Почки возобновления и спящие почки многочисленны. В изученных нами ценопопуляциях были отмечены следующие наиболее часто встречающиеся варианты отношения $ОтП/(ЦвП+ВегП)$: $2/(0+1)$, $3/(0+1)$, $4/(0+1)$, $5/(0+1)$, $6/(1+0)$, $6/(1+2)$,

$7/(0+1)$). Из формул видно, что наиболее часты временно нецветущие особи, что указывает на полицикличность побегов возобновления и отчасти на пресс неблагоприятных для цветения факторов. Наряду с экземплярами, имеющими лишь один цветоносный побег и в среднем 1–2 вегетативных, встречаются и более мощные особи, развивающие до 3–5 цветоносных побегов и до 11 вегетативных. В связи с такой резкой гетерогенностью по степени репродуктивной мощи среди растений g_2 -состояния они были подразделены на две группы g_2' — менее разветвленные и g_2'' — более разветвленные. Ветви корневища средневозрастных генеративных особей состоят из относительно коротких междоузлий, однако при реализации погруженных в песок спящих почек могут образоваться и вынужденно удлиненные междоузлия, выносящие верхушечную почку к поверхности субстрата. Главный корень слабоветвистый, простирается горизонтально до 40 см, лишь ближе к верхушке приобретает характерную положительную геотропичность.

Старые генеративные растения как таковые автором выделены не были; нередко в изученных ценопопуляциях более взрослые растения (имеющие иногда до 20 оснований от отмерших побегов) развивают большее число сильно разветвленных цветоносных побегов, т. е. к угасающим их относить нельзя.

Потенциальная семенная продуктивность генеративных растений зависит от степени разветвленности побегов и числа самих побегов на растении (это касается g_2' , g_2''). В случае одного неразветвленного побега число полноценных цветков на растении, а затем потенциально и мерикарпиев, по нашим подсчетам, может быть не более 378. В случае наличия хотя бы одного паракладия, помимо терминальной флоральной единицы, их число увеличивается в 2–3 раза, если имеется 2 разветвленных паракладия, то число цветков нередко превышает более 2000. При учете, что особи g_2' и g_2'' часто имеют не один, а два или три побега, выход цветков может составлять более 5000 на особь. Число цветков на паракладиях первого порядка равно или немного больше, чем в терминальном зонтике, на ветвях второго порядка их число, как правило, в 1,5 раза меньше. Растения беломорского побережья редко бывают разветвлены более третьего порядка и часто имеют немногочисленные паракладии. Биологически это оправданно, так как на наиболее поздних ветвях обычно не успевают завязаться полноценные плоды, способные вызреть в достаточно суровых климатических условиях приполярья.

В субсенильном периоде (ss) растения имеют мощное разветвленное, разрушающееся корневище (рис. 1, ж), нередко со следами старческой дезинтеграции, 2–13 розеточных побега, имеющих листья ювенильного типа, и более 10 оснований от отмерших генеративных побегов. Почки возобновления отсутствуют. Иногда в это возрастное состояние переходят особи низкой жизненности, имеющие всего 3–7 отмерших побегов.

Анатомическая структура генеративных особей

Важное значение в приспособлении вида к условиям местообитания на северной границе ареала имеет микроструктура вегетативных органов, особенно листьев, как наиболее пластичных и чутко реагирующих на эколого-климатические изменения среды. Пластинка нижнего стеблевого листа генеративного побега *C. denudatum* (рис. 2, а) дорзивентральная, амфистоматическая, толщиной около 0,12 мм. Плотность устьиц в нижней эпидерме 163 ± 18 , в верхней — 22 ± 12 на 1 мм^2 . Антиклинальные стенки эпидермальных клеток извитые. Мезофилл дифференцирован на слой столбчатого

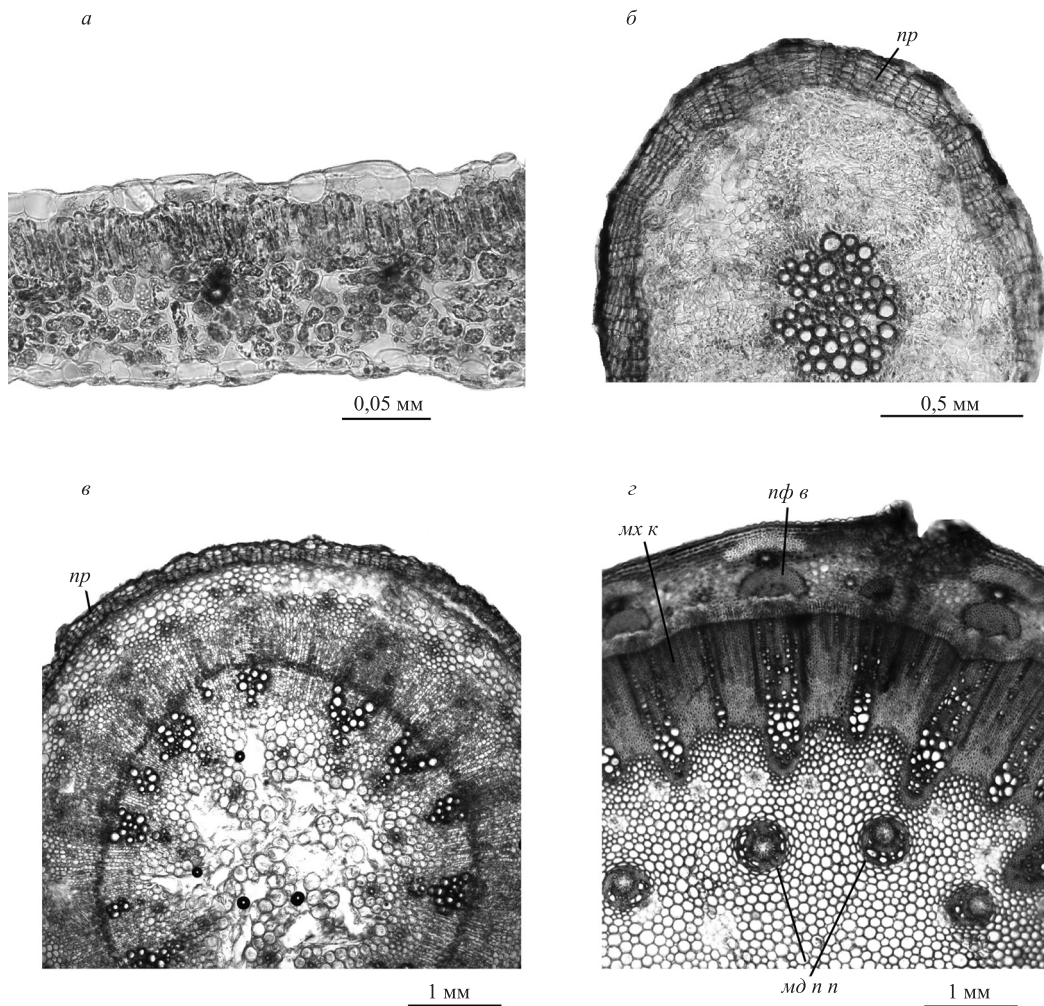


Рис. 2. Анатомическое строение вегетативных органов *Cenolophium denudatum*, поперечные срезы:

a — нижнего стеблевого листа; *б* — молодого корня; *в* — вынужденно удлиненного корневища; *г* — стебля. *мд п п* — медуллярные проводящие пучки; *мх к* — механическое кольцо; *пр* — пробка; *пф в* — протофлоэмные волокна.

и 4–5 слоев рыхлого губчатого мезофилла. Часто клетки, прилежащие к столбчатой хлоренхиме, имеют конусовидную форму, образуя второй слой палисад. Клетки губчатой хлоренхимы лопастные, располагаются рыхло, образуя крупные межклетники. Коэффициент палисадности около 47%. Срединная жилка слегка выступает с абаксиальной поверхности. Колленхима развивается лишь с адаксиальной стороны, здесь же располагается относительно крупный секреторный каналец с восемью-десятью эпителиальными клетками, более мелкий каналец с шестью клетками эпителия находится над пучком.

Пластинка верхнего стеблевого листа генеративного побега несколько отличается по строению от таковой нижнего, приобретает более яркие гелиофильные черты.

Плотность устьиц увеличивается, в нижней эпидерме их число составляет 211 ± 26 , в верхней — 46 ± 18 на мм^2 . Значительно увеличивается число (до 8) слоев губчатой хлоренхимы, из которых 3 срединных состоят из уплощенных клеток, вытянутых вдоль плоскости поперечного сечения листа, а ниже расположенные — из более плотно прилегающих клеток неправильной формы, что, возможно, отражает разделение их функций. Коэффициент палисадности около 37%.

Стебель в нижней части побега (рис. 2, з) округлый со слабо выступающими ребрами. Субэпидермально располагаются два-три слоя из плотно сомкнутых толстостенных клеток, под которыми в ребрах, над крупными пучками дифференцируются тяжи колленхимы. Основная паренхима первичной коры представлена округлыми, тонкостенными клетками. Проводящие коллатеральные пучки в очертании продолговатые, в них преобладает вторичная ксилема, которая разделена по характеру сгруппированности сосудов на две зоны: более узкую раннюю, включающую большое число крупных, плотно расположенных сосудов, и позднюю, состоящую из мелких сосудов, образующих однорядные прерывистые радиальные лучи. В самых мелких пучках ксилема представлена сосудами с небольшим диаметром, расположенными в виде коротких тяжей. Флоэма с отчетливо выраженными протофлоэмными волокнами, клеточные стенки которых сильно одревесневают. Проводящие пучки погружены в широкое кольцо механической ткани. В перимедулярной зоне, состоящей из округлых, плотно расположенных клеток имеются медулярные проводящие пучки, флоэма которых часто оказывается полностью окруженной элементами ксилемы, и пучки становятся амфивазальными. В центре образуется крупная полость. Секреторная система стебля представлена канальцами, расположенными в первичной коре под колленхимой (над пучками), во вторичной флоэме, а также разбросанными вокруг пучков и в сердцевине.

Корневище снаружи покрыто многослойной пробкой (от 10 до 12 слоев). Вторичная флоэма плотно сомкнутых проводящих пучков состоит преимущественно из тонкостенных клеток флоэмной паренхимы, которые в зоне контрактильности местами разрываются и лизируются, образуя многочисленные полости. Пучки разделены многорядными паренхимными первичными лучами, содержащими запасной крахмал. Вторичная ксилема состоит из цепочек мелких сосудов и паренхимных клеток, оболочки которых ближе к камбиальной зоне одревесневают. Секреторная система включает многочисленные канальца, расположенные между клетками флоэмной паренхимы. Тонкие вынужденно удлинённые корневища (рис. 2, в) имеют строение скорее сходное с нижними междоузлиями надземного побега, отличаясь от него наличием немногослойной пробки, большого количества полостей и разрывов в первичной коре и вторичной флоэме пучков, отсутствием медулярных пучков, неодревесневшей (на ранних стадиях развития) межпучковой зоной.

Главный корень (рис. 2, б) снаружи имеет пробку, включающую до 15 слоев таблитчатых клеток. Вторичная флоэма состоит преимущественно из запасающей флоэмной паренхимы, среди клеток которой располагаются небольшими группами ситовидные элементы. Вторичная ксилема включает относительно короткие радиальные ряды сосудов и ксилемную паренхиму. Первичные лучи широкие, многорядные, в контрактильной зоне сильно изогнутые. Секреторная система представлена первичными канальцами периклического происхождения и вторичными канальцами, возникающими схизогенно во флоэме близ камбия, при этом размер последних увеличивается по мере удаления к периферии.

Возрастная структура ценопопуляций

Распространение *C. denudatum* вдоль побережья Белого моря неравномерно, имеются локальные скопления особей, между которыми вид отсутствует. Такие скопления, приуроченные к определенным растительным группировкам, можно назвать ценопопуляциями. Нами были изучены 2 ценопопуляции ЦП1 и ЦП2, первая из-за видимой неоднородности распределения особей была подразделена на две субпопуляции, расположенные близко друг от друга с небольшим разрывом, однако значительно различающиеся по рельефу, эколого-фитоценоотическому и эдафическому факторам. Одна субпопуляция (ЦП1.1) 10 × 3 м, расположенная относительно низко над уровнем моря и представленная в основном злаками *Festuca rubra*, *Elytrigia repens*, *Leymus arenarius*, а также *Campanula rotundifolia*, *Conioselinum tataricum*, *Heracleum sibiricum*, *Dianthus superbus*, *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus polyanthemus* и др., состояла из 26 преимущественно поствиргинильных (около 21) особей, 4 из них оказались временно нецветущими. Онтогенетический спектр в ней центрированный, с преобладанием g_2 -особей, субпопуляция неполноценная с выпадением ювенильных стадий (g_3 - и s -состояния нами у вида не были выделены) (рис. 3).

Вторая субпопуляция ЦП1.2 15 × 3 м, расположенная на расстоянии 4 м от первой, приподнятая на 40–60 см над уровнем моря, характеризовалась песчано-валунным субстратом и почти отсутствующей растительностью (преобладает *Festuca rubra*, еди-

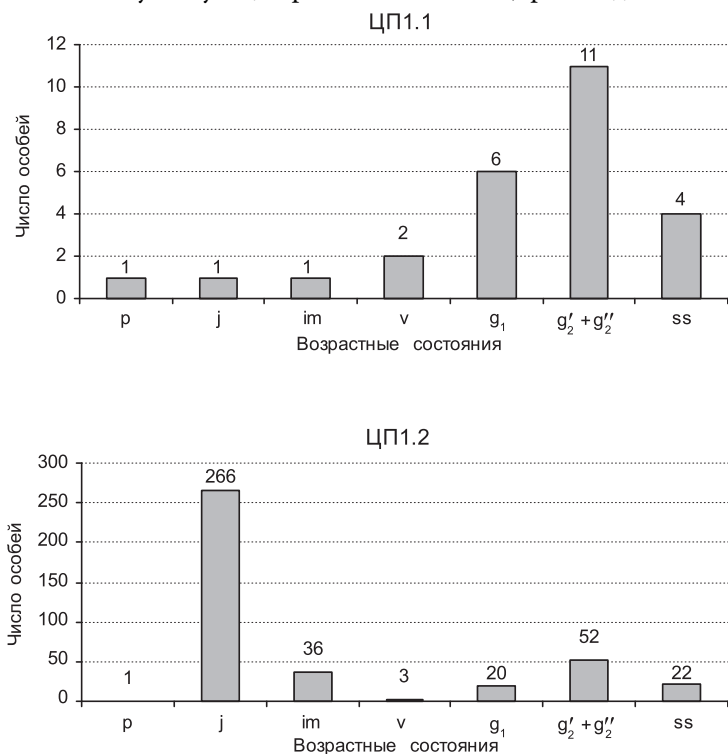


Рис. 3. Возрастные спектры субценопопуляций ЦП1.1 и ЦП1.2 *Cenolophium denudatum*

Временно нецветущие особи включены в группы g_1 , $g'_2 + g''_2$. То же для рис. 4.

ничны особи *Heracleum sibiricum* и *Dianthus superbis*, на границе эпилиторали заходят особи *Plantago maritima*). В ней была обнаружена высокая численность проростков и ювенильных растений *C. denudatum*, развивающихся в массе и составляющих плотное скопление благодаря наличию у береговой линии открытых свободных участков; в результате превалирующей в субпопуляции ЦП1.2 оказалась группа виргинильных особей (при общем числе 400, виргинильных — 306), а онтогенетический спектр стал левосторонним (см. рис. 3). Так же как и в ЦП1.1, среди генеративных особей значительна доля временно нецветущих репродуктивно неактивных особей (около 10).

В общей сложности первая ценопопуляция ЦП1 без учета ее резкой неоднородности охарактеризована нами как нормальная с пиком на ювенильных особях (рис. 4). Однако небольшое число иматурных (37, т.е. 9%) и взрослых вегетативных (5, т.е. 1%) растений указывает на то, что несмотря на многочисленность подроста, лишь немногие ювенильные особи выживают и продолжают дальнейшее развитие; смертность на самых ранних этапах онтогенеза относительно велика. Полученные данные хорошо подтверждают замечание Т.И. Работнова [4] о желательности с целью выявления возрастного спектра вида в предгенеративной группе анализировать только иматурные и вегетативные особи без учета проростков и ювенильных растений, численность которых весьма непостоянна из года в год и резко зависит от эколого-

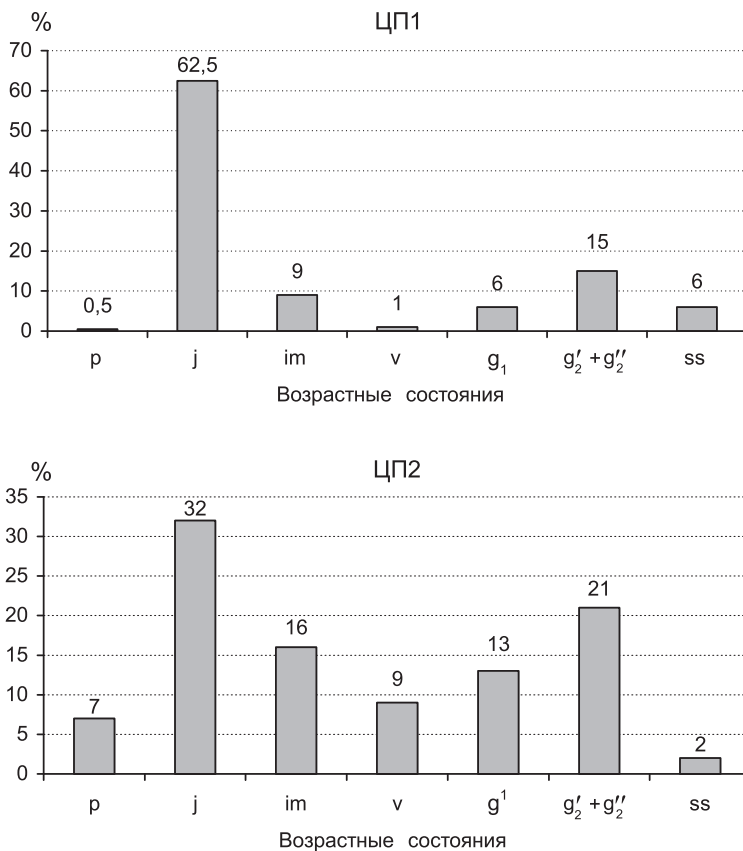


Рис. 4. Возрастные спектры ценопопуляций ЦП1, ЦП2 *Cenolophium denudatum* (%)

климатических и других факторов. При исключении проростков и ювенильных растений онтогенетический спектр ЦП1 изменяется, приближаясь к центрированному с пиком на g_2 -особях. Однако не следует упускать из внимания значительного количества среди генеративных растений временно нецветущих (более 14), которые не вносят вклада в образование цветков, а затем плодов и семян, положение этой группы в возрастном спектре может быть двойственным (либо ближе к v , либо к ss (рис. 5)).

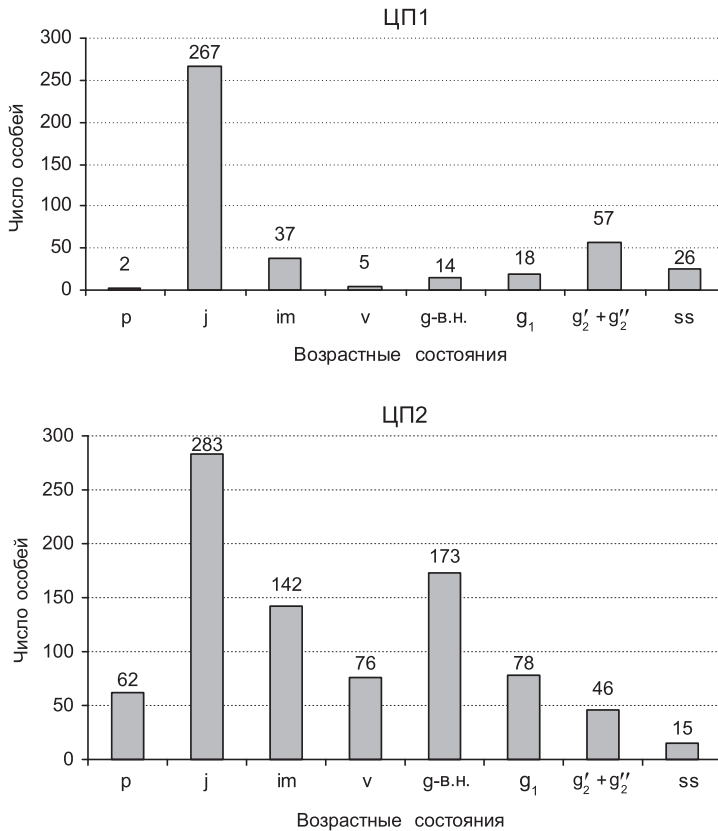


Рис. 5. Возрастные спектры ценопопуляций ЦП1, ЦП2 *Cenolophium denudatum*

Временно нецветущие выделены в группу g-в.н.

Наряду с этим в ЦП1 среди генеративных растений, особенно g_2' -состояния, часто встречаются весьма мощные особи с двумя, тремя и даже пятью цветоносными побегами и при этом относительно большим числом (до 11) вегетативных, что косвенно указывает на высокую семенную продуктивность вида в данной ценопопуляции (и реально подтверждается большим числом всходов).

Вторая ценопопуляция (ЦП2) представляет собой приморский луг, ограниченный с разных сторон лесом, плотными зарослями *Atriplex nudicaulis* на супралиторали и опресненным озером-заливом. Преобладающие виды: *Festuca rubra* и *Geranium sylvaticum*, часто встречаются *Agrostis straminea*, *Veronica longifolia*, *Rumex acetosa*, на отдельных площадках были отмечены и другие луговые и лесные виды (всего 28).

В данной ценопопуляции на площади $47 \times 47 \text{ м}^2$ было обнаружено 875 особей, из которых 563 — прегенеративных, 297 — генеративных и 15 — субсенильных (см. рис. 4); в группе генеративных преобладают временно нецветущие особи — 173, среди цветущих встречаются преимущественно растения с единичным цветоносным побегом и не более чем тремя вегетативными побегами. ЦП2 — нормальная, онтогенетический спектр с учетом всех особей левосторонний. Временно нецветущие особи, которые по функциональным способностям на конкретный вегетационный сезон могут быть приравнены к вегетативным, составляют особую группу (см. рис. 5). Эти растения отнесены к генеративным, так как на них видны следы от немногочисленных отмерших цветоносных побегов прошлых лет (таблица), а по габитусу они выглядят вполне способными к дальнейшему цветению. Однако в реальности переход таких особей к репродукции мы не наблюдали, что делает положение данной группы в онтогенетическом спектре ЦП2 неоднозначным.

В отличие от ЦП1 из распределения возрастного спектра виргинильной группы ЦП2 следует, что значительная доля (около 50%) ювенильных особей переходит в следующее возрастное состояние, т.е. смертность молодых растений здесь значительно ниже, чем в первой популяции. Однако в ЦП2 в отличие от ЦП1 значительно меньше цветущих генеративных растений, причем среди последних редко попадаются крупные, сильно разветвленные экземпляры (см. таблицу). Указанные факты могут свидетельствовать об ослаблении репродуктивной мощи ЦП2 в условиях приморского луга.

Плотность особей на 1 м^2 : $p + j$ — 0–128, в преобладающем большинстве 0–5, лишь на трех более открытых и мало заросших площадках их число увеличивалось в десятки раз, im — 0–9, v — 0–6, g_1 — 0–6, g_2 — 0–9, на некоторых площадках встречается 1–2 особи g_2' , ss на большинстве площадок отсутствуют, редко встречается 1–2 или 3. Плотность особей всех возрастных состояний в совокупности на 1 м^2 : от 0 до 108, в среднем эти значения колеблются в районе от 7 до 20, наиболее высокие значения связаны с преобладанием небольших по размерам проростков и ювенильных растений, расположенных относительно скученно. Большинство активно цветущих и наиболее мощных особей приурочено к приподнятой сильно завалуненной центральной области ценопопуляции. Отчетливо видно убывание общего числа особей к краям ценопопуляции с резкой сменой доминирующих видов, так в зарослях *Atriplex nudicaulis*, расположенных плотной стеной на границе луга и сублиторали популяция *C. denudatum* обрывается, то же можно видеть у кромки леса.

Обсуждение результатов исследования

Результаты исследования показывают, что в большом жизненном цикле *C. denudatum* можно выделить 7 основных возрастных состояний: проростка (p), ювенильного (j), имматурного (im) и взрослого вегетативного (v) растения, молодого (g_1) и средневозрастного (g_2) генеративного растения, разделенного нами на два подтипа (g_2' , g_2'') по степени разветвленности и мощности развития особей, а также субсенильного (ss); отдельно следует рассматривать генеративные временно нецветущие, репродуктивно пассивные на конкретный момент особи (g -в.н.). Как таковых отмирающих, т.е. сенильных, растений нами обнаружено не было. Переход в новое возрастное состояние происходит относительно плавно, виргинильный период длится около пяти лет, генеративный (исходя из числа отмерших побегов на

**Встречаемость различных типов формул ОтП/(ЦвП + ВерП) в ценопопуляциях
ЦП1 и ЦП2 *Cenolophium denudatum***

ЦП1		ЦП2			
ОтП/(ЦвП + ВерП), возрастное состояние	Число особей	ОтП/(ЦвП + ВерП), возрастное состояние	Число особей	ОтП/(ЦвП + ВерП), возрастное состояние	Число особей
0/(1 + 0), g ₁	3	0/(1 + 0), g ₁	3	9/(0 + 2), g ₂ ' в.н.	2
0/(1 + 2), g ₁	1	1/(0 + 1), g ₁ в.н.	34	10/(1 + 0), g ₂ ''	1
1/(0 + 1), g ₁ в.н.	3	1/(0 + 2), g ₁ в.н.	7	11/(0 + 3), g ₂ '' в.н.	1
1/(1 + 0), g ₁	4	1/(1 + 0), g ₁	2	20/(0 + 2), g ₂ ''	1
1/(2 + 0), g ₂ '	2	1/(1 + 1), g ₁	2	>32/(1 + 1), g ₂ ''	1
2/(0 + 1), g ₂ ' в.н.	1	2/(0 + 1), g ₂ ' в.н.	22	>13/(1 + 3), g ₂ ''	1
2/(2 + 0), g ₂ '	1	2/(0 + 2), g ₂ ' в.н.	3	>13/(1 + 4), g ₂ ''	2
3/(0 + 2), g ₂ ' в.н.	1	2/(1 + 0), g ₂ '	2	>13/(2 + 2), g ₂ ''	1
3/(2 + 0), g ₂ '	1	2/(1 + 1), g ₂ '	1	>10/(0 + 1), ss	1
4/(0 + 1), g ₂ ' в.н.	1	3/(0 + 1), g ₂ ' в.н., ss	12	>20/(0 + 1), ss	2
4/(0 + 2), g ₂ ' в.н.	1	3/(0 + 2), g ₂ ' в.н.	1	>13/(0 + 2), ss	1
4/(1 + 0), g ₂ '	1	3/(1 + 0), g ₂ '	7	>20/(0 + 2), ss	1
4/(2 + 1), g ₂ ''	1	4/(0 + 1), g ₂ ' в.н.	8	>20/(0 + 3), ss	1
5/(0 + 2), g ₂ ' в.н.	1	4/(0 + 2), g ₂ ' в.н.	2	>12/(0 + 5), ss	1
5/(2 + 0), g ₂ '	1	4/(0 + 3), g ₂ ' в.н.	1	>20/(0 + 6), ss	1
5/(3 + 3), g ₂ ''	1	4/(1 + 0), g ₂ '	1		
6/(1 + 0), g ₂ '	3	5/(0 + 1), g ₂ ' в.н.	5		
6/(3 + 2), g ₂ '	1	5/(0 + 4), g ₂ ' в.н., ss	1		
7/(2 + 0), g ₂ '	1	5/(1 + 0), g ₂ '	1		
8/(0 + 2), ss	1	5/(2 + 0), g ₂ ''	2		
8/(1 + 0), g ₂ '	1	6/(0 + 1), g ₂ ' в.н.	1		
10/(0 + 2), ss	1	6/(0 + 2), g ₂ ' в.н.	1		
10/(1 + 0), g ₂ '	1	6/(1 + 0), g ₂ '	1		
17/(0 + 3), ss	1	6/(1 + 2), g ₂ '	1		
22/(0 + 3), ss	1	7/(0 + 1), g ₂ ' в.н., ss	5		
24/(2 + 4), g ₂ ''	1	7/(0 + 2), g ₂ ' в.н., ss	2		
32/(5 + 9), g ₂ ''	2	7/(0 + 3), g ₂ ' в.н.	2		
38/(2 + 11), g ₂ ''	1	7/(1 + 1), g ₂ '	1		
54/(1 + 4), g ₂ ''	1	8/(0 + 1), g ₂ ' в.н.	1		
>10/(0 + 13), ss	2	8/(0 + 5), ss	1		
>10/(0 + 5), ss	1	8/(1 + 0), g ₂ '	1		
>20/(0 + 4), ss	3	8/(2 + 0), g ₂ ''	1		

Примечание. ЦвП — число цветonoсных побегов на растении; ВерП — число вегетативных побегов; ОтП — число отмерших прошлогодних монокарпических побегов; g₁ — молодые генеративные особи; g₂' — средневозрастные генеративные особи; g₂'' — наиболее мощные, сильно разветвленные средневозрастные генеративные особи; g-в.н. — генеративные временно нецветущие особи; ss — субсильные особи.

разветвленном корневище) нередко — 15–25, субсенильный — более двух лет, таким образом, общая продолжительность жизни вида на побережье Белого моря составляет 20–35 и более лет. Однако отдельные особи в связи с неблагоприятными экологическими факторами среды могут переходить в субсенильное состояние на шестом-десятом году жизни, образовав до этого всего 3–7 цветоносных побегов. Таким образом, принципиальными для надежного сохранения вида в ценопопуляциях становятся высокая продолжительность жизни, преобладание в онтогенезе по времени генеративного периода, стабильная сменная продуктивность и наличие более или менее свободных участков фитоценоза, на которых может успешно происходить возобновление.

Окончательное становление характерных особенностей жизненной формы растения происходит в генеративном периоде. Для наиболее точной характеристики и выявления поливариантности развития лучше анализировать средневозрастные генеративные особи. Итак, вид можно отнести к стержне-придаточнокорневым многоглавым короткокорневищным поликарпикам с полициклическими полурозеточными, прямостоячими монокарпическими побегами. Полицикличность побегов возобновления у представителей двух исследованных популяций хорошо видна из формульных соотношений ОтП/(ЦвП + ВерП), представленных в таблице, наиболее часто встречаются временно нецветущие растения с вегетирующими побегами возобновления, что указывает на многолетнее моноподиальное нарастание вегетативного побега до перехода к репродукции. Поливариантность биоморфы выражается в способности растения при засыпании песком и наносами образовывать горизонтально простирающиеся сильно удлиненные ветви корневища, которые, постепенно приближаясь к поверхности субстрата, выносят наверх терминальные почки. Описанная особенность, по-видимому, характерна для многих растений песчаных местообитаний и осыпей, в частности для ряда зонтичных [16]. Данный вариант биоморфы уместно назвать вынужденно длиннокорневищным.

Выявленные особенности жизненной формы позволяют рассматривать эдафический фактор, а именно наличие песчаного субстрата, в качестве хорошо скоррелированного с адаптационными возможностями *S. denudatum* (по мнению ряда авторов, вид является типичным представителем экологической группы псаммофитов [17]). Действительно, закрепленные структурные особенности жизненной формы, в первую очередь подземной сферы, хорошо адаптированы к таким эдафическим условиям. Так, главный корень, покрытый снаружи мощной пробкой, сохраняется почти на всем протяжении онтогенеза и способен при росте легко лавировать в песчаном субстрате между камнями. Рано происходит структурная дифференциация подземной системы: на немногочисленные многолетние якорные корни, благоприятствующие эффективному закреплению растения в подвижном субстрате, и возникающие группами на особых бугорках эфемерные питающие корни, которые позволяют быстро всасывать дождевую воду из верхних горизонтов. Важной особенностью, как было отмечено выше, является пластичность подземнопобеговой системы, способной быстро реагировать на изменяющиеся экологические условия варьированием длины и положения метамеров, а также интенсивной реализацией спящих почек.

В тесной связи с морфологическим строением растений находится микроструктура их основных вегетативных органов, хотя глубокой специализации к условиям приморских биотопов здесь не наблюдается. Анатомическое строение листовой пластин-

ки характеризуется типичными мезофильными гелиофильными чертами (рис. 2, а), что следует из основных количественных показателей: плотности устьиц на 1 мм², равной 145–237 в верхней и 10–64 в нижней эпидерме, и коэффициента палисадности, составляющего около 37–48%. Стебель (рис. 2, з) характеризуется сильным одревеснением и развитием медуллярных пучков (нетипичных в целом для двудольных), наличие которых в функциональном аспекте можно связать с высокой потребностью в организации усиленных транспортных потоков воды с минеральными веществами и органики между крупными листовыми пластинками и развитой стержнекорневой системой. Корни имеют типичное для зонтичных строение (рис. 2, б); в качестве адаптивной черты можно отметить мощное развитие на них пробки, включающей до 15 слоев клеток. Анатомическая специализация корневищ (вынужденно удлинённых (рис. 2, в) или укороченных) отражает их морфологическую лабильность в подвижном (под действием приливов и наносов) субстрате и связана с преобладанием ростовых или запасающих и контрактильных функций органа.

Изучение вида в двух разных фитоценозах показывает, что на побережье Белого моря ценопопуляции *C. denudatum* нормальные, онтогенетический спектр с учетом всех возрастных состояний левосторонний, т.е. преобладают прегенеративные, а именно ювенильные, особи (см. рис. 4, 5). Если учесть, что образование всходов очень подвержено эколого-климатическим факторам и крайне нестабильно в разные годы, и исключить их при подсчете из группы виргинильных, оставив в ней только имматурные и взрослые вегетативные, то онтогенетический спектр несколько изменяется, приближаясь к центрированному с максимальным пиком на средневозрастных особях (хотя меньший пик имеется и на имматурных). Определенную сложность для интерпретации онтогенетических спектров создает довольно многочисленная группа так называемых временно нецветущих генеративных особей (g-в.н.) (см. рис. 5). Потенциально такие растения вполне могут зацвести в последующие годы, но с определенной вероятностью они могут перейти в субсенильное состояние, так и не приступив к репродукции. В связи с этим положение группы g-в.н. оказывается неоднозначным.

При сравнении двух ценопопуляций можно отметить, что наибольшей репродуктивной мощи достигают особи на возвышенных подвижных завалуненных, песчаных, слабозаросших, с малым видовым разнообразием участках супралиторали (ЦП1). Здесь генеративные особи часто имеют 3–5 разветвленных цветоносных побега и до 11 вегетативных, в то время как на приморском лугу с относительно большим видовым разнообразием и конкурентным давлением (ЦП2) у особей, как правило, лишь по 1 цветоносному и не более 3 вегетативных побегов, и достаточно высокой становится доля временно нецветущих генеративных растений. В условиях ЦП1 обнаруживается значительно большее число субсенильных особей, чем в ЦП2. В обеих ценопопуляциях заметно резкое уменьшение и даже полное отсутствие особей при переходе к другим, сильно отличающимся по фитодоминантному составу сообществам. В обеих ценопопуляциях с *C. denudatum* доминирующими видами оказываются злаки, особенно *Festuca rubra*, с которыми, вероятно, он наиболее хорошо уживается. На участках побережья с преобладанием галофильных стенобионтных прибрежно-морских видов *C. denudatum* чаще всего отсутствует. Полученные данные указывают на то, что в определенных сообществах беломорского побережья вид не выходит из зоны своего экологического оптимума.

Автор выражает благодарность администрации ББС МГУ за предоставление возможности провести данное исследование.

Литература

1. Флора Восточной Европы. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. Т. 11. 535 с.
2. Соколов Д. Д., Филин В. Р. Определитель сосудистых растений окрестностей Беломорской биологической станции Московского университета: учеб. пособие для студентов-биофизиков физического факультета МГУ. М.: Изд-во НЭВЦ ФИПТ, 1996. 170 с.
3. Шишкин Б. К. Зонтичные — сем. Umbelliferae Juss. // Флора СССР. Т. 16. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 36–648.
4. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3: Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 77–204.
5. Уранов А. А. Из итогов популяционно-онтогенетических исследований: вместо предисловия // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом: сб. тр. М., 1974. С. 3–9.
6. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146–202.
7. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.
8. Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модулях их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112–128.
9. Ценопопуляции растений: основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.
10. Ценопопуляции растений: очерки популяционной биологии. М.: Наука, 1988. 182 с.
11. Скользнев Л. Н., Кирик А. И., Агафонов В. А. Популяционная экология растений: практический курс. Воронеж, 2003. 120 с.
12. Справочник по ботанической микротехнике: основы и методы / под ред. Р. П. Барыкина и др. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 2004. 312 с.
13. Келлер Э. Ф. Длина жилок и число устьиц на единицу площади листа как экологический признак // Растение и среда. М.; Л., 1940. Т. 1. С. 299–375.
14. Гурман В. Е. Теория вероятностей и математическая статистика. М.: Высш. школа, 2005. 479 с.
15. Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1962. 511 с.
16. Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1: Теория организации биоморф. М.: Недра, 1997. 629 с.
17. Бреслина И. П. Материалы к экологии приморских видов высших растений Кандалакшского залива Белого моря // Бот. журн. 1981. № 6. С. 843–850.

Статья поступила в редакцию 13 июня 2013 г.