

**ЛЮДМИЛА АЛЕКСАНДРОВНА СЕРГИЕНКО**  
доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники  
и физиологии растений эколого-биологического факультета,  
Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)  
*saltmarsh@mail.ru*

**ТАМАРА ЮРЬЕВНА ДЬЯЧКОВА**  
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники  
и физиологии растений эколого-биологического факультета,  
Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)  
*tdyachkova@mail.ru*

**ВЕРА ИВАНОВНА АНДРОСОВА**  
кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники  
и физиологии растений эколого-биологического факультета,  
Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)  
*vera.androsova28@gmail.com*

**ЕВГЕНИЯ ФЕДОРОВНА МАРКОВСКАЯ**  
доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)  
*volev10@mail.ru*

**АНДРЕЙ ВИКТОРОВИЧ ФОКУСОВ**  
аспирант кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)  
*fandrej1711@mail.ru*

## БИОМОРФОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *PLANTAGO MARITIMA* L. ПО ГРАДИЕНТУ ЗАЛИВАНИЯ НА ПОБЕРЕЖЬЯХ ГОЛАРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ\*

Представлены результаты изучения популяции доминирующего вида приморских местообитаний *Plantago maritima* L. (семейство *Plantaginaceae*) в приливно-отливной зоне на западном побережье Белого моря, выбранного в качестве эталона побережий Голарктических морей. Показано, что на популяционном уровне происходит изменение структурных параметров по градиенту заливания, меняется виталитетно-онтогенетическая структура популяции, биоморфологические показатели и репродуктивное усилие генеративных особей.

Ключевые слова: *Plantago maritima* L., популяция, приливно-отливная зона, Голарктические моря, Белое море

### ВВЕДЕНИЕ

Территория побережья Поморского берега Онежской губы Белого моря в последнее время оказалась в фокусе ряда проблем, возникших в регионе в связи с необходимостью предотвращения загрязнений акваторий Белого моря, восстановления рыбных запасов, рациональной эксплуатации ресурсов, развития туризма [1], [2]. Одной из наиболее чувствительных систем является приливно-отливная зона, в структурном формировании которой участвуют высшие сосудистые растения, которые реагируют на негативные воздействия различной природы [21]. Сообщества высших растений, произрастающих на морских побережьях, являются продуцентами органического вещества и началом

пищевых трофических цепей для многочисленных обитателей этих экотопов. Приливно-отливная зона (марши) относится к азональным приморским структурам [11], и закономерности ее структурно-функциональной организации в Голарктической и Палеоарктической биогеографических областях привлекают внимание исследователей разных стран [2], [7], [21]. Эти особенности, а также многофакторность природных условий на ее территории создают множество вариантов организации популяционной структуры высших растений. Популяционная биология видов растений, обитающих в приморских экотопах в зоне маршей на приморском побережье Белого моря, практически не исследована.

Изучение особенностей пространственного размещения популяций, накопления биомассы и особенностей биоморфологии особей доминантных видов приморских сообществ (например, *Plantago maritima*) может лежать в основе разработки системы биомониторинга на разных уровнях организации живого для оценки состояния прибрежных экосистем с целью прогнозирования и минимизации рисков их нарушения.

Объектом данного исследования является *Plantago maritima* L. – подорожник морской (сем. *Plantaginaceae* – Подорожниковые) – доминирующий вид приморских местообитаний, суккулентный эвгaloфит, произрастающий в приливно-отливной зоне.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы легли полевые исследования, проводившиеся на западном побережье Белого моря ( $64^{\circ}22'81''$ Н  $35^{\circ}93'14''$ Е). Для этого района исследования характерен континентальный климат с прохладным коротким летом и продолжительными зимами [7].

Поморский берег Онежской губы Белого моря сильно изрезан и образует бухты и губы с многочисленными мелкими скалистыми островками. Под воздействием приливов контур этих берегов постоянно изменяется, для них характерна интенсивная расчлененность береговой линии. Особенностью таких берегов является обилие луд, мелких скалистых островков, являющихся беломорскими аналогами шхер. Как, например, на полуострове Лопский, на западном побережье которого было выполнено исследование.

Собственно берег представляет собой навалы глыб и валунов, обрамленные со стороны моря глинистыми или песчаными приливными осушками, ширина которых местами достигает 1–1,5 км. Поверхность осушки нередко перекрыта слоем ила, который имеет толщину порядка 10 см.

*P. maritima* – гемикриптофит высотой 10–60 см с мощным стержневым корнем, имеет разветвленный каудекс 2–7 см длиной, который в основании одет остатками отмерших листьев. Листья собраны в прикорневой розетке, мясистые, узколанцетные, у основания влагалищные, 10–20 см длиной и 2–6 мм шириной. Цветки собраны в верхушечный колос длиной 10–40 мм, имеют пленчатый венчик из 4 сросшихся лепестков и 4 тычинок. Плод – коробочка 3–5 мм длиной и 2–3 мм шириной [14].

По некоторым экологическим показателям, составленным на основе шкал Д. Н. Цыганова [16], вид по отношению к климатическим показателям имеет экологическую валентность 0,63 как гемиэврибионт, по отношению к почвенным

показателям – 0,62 как гемистенобионт и по отношению к освещенности – затенению 0,44 как мезобионт [8]. В литературе данные о структуре его ценопопуляций единичны [6], [12] и в основном касаются изучения биоморфологии вида [8].

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

В пределах пробной площади визуально были выделены три зоны, отличающиеся по длительности залиивания, типу субстрата и растительности. Берег представляет собой гравийно-песчаную гряду, перекрытую илами, в зависимости от длительности залиивания и типа субстрата.

Зона I начинается от нижней границы плакорной растительности, распространенной на слабо дерновых почвах заросшей приморской террасы (общее проективное покрытие растений местами доходило до 40–60 %), и четко отделяется от нее линией штормовых выбросов. Основной субстрат этой зоны – легкий песок с гравием (камни + гравий – 25 %, песок – 30 %), микрорельеф не выражен, дренаж слабый, застойного переувлажнения нет, наблюдается периодическое переувлажнение в результате таяния снегов и выпадения дождей, разливов рек и морских приливов. Согласно океанографической классификации Вайяна (Vaillant, 1891, цит. по: [4]), зона I занимает импульверизационную супралитораль.

Зона II находится ниже зоны I на 3 м, субстрат – задернованный суглинок с гравием (гравий – 10 %, песок – 10 %), микрорельеф в виде приподнимающихся до 15 см над грунтом небольших кочек *P. maritima*, дренаж довольно слабый, застойное переувлажнение сохраняется значительную часть вегетационного периода, удержание влаги происходит за счет органического/торфяного горизонта. Согласно океанографической классификации Вайяна (Vaillant, 1891, цит. по: [4]), зона занимает среднюю литораль.

Зона III расположена ниже зоны I на 6 м, основной субстрат – средний суглинок с илистыми пятнами на поверхности (гравий – 2 %, песок – 20 %), микрорельеф не выражен, дренаж очень слабый, местообитания с застанным переувлажнением в течение всего вегетационного периода

и во влажные годы – в течение всего года. Согласно океанографической классификации Вайяна (Vaillant, 1891, цит. по: [4]), зона занимает нижнюю литораль.

*P. maritima* изучали по общепринятым в популяционной биологии методам [8], [15]. Тип популяции определяли, используя классификации А. А. Уранова и О. В. Смирновой [13].

Сбор материала для определения биоморфологических параметров особей проводили случайным методом на учетных площадках размером 1 × 1 м, на которых проводили геоботанические описания растительности с применением классических методов [3], [15]. Для характеристики пространственной структуры популяции *P. maritima* все особи в пределах пробной площади были учтены и закартированы с оценкой их возрастного состояния: виргинильные, генеративные зрелые и стареющие. Отнесение особи к той или иной возрастной группе проводили визуально по размерам клонов и партикул (вегетативно образовавшихся побегов), наличию соцветий и количеству отмирающих партикул.

При определении численности учитывали особи двух биоморф – моноцентрической и неявно полицентрической, когда наблюдалось разрастание материнской особи с образованием вегетативным путем многих дочерних побегов (партикул), при этом наблюдалось отмирание центрального участка партикулирующей особи. Каждая особь представляла собой сложную систему побегов вегетативных и генеративных.

С использованием метода полной раскопки [15] 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), определяли объем корневой системы.

Объем корней определяли в полевых условиях сразу же на месте после отмывки [15], у генеративных особей рассчитывали онтогенетическое репродуктивное усилие [6], [15], а также индекс SLA (SLA – specific leaf area), отражающий площадь единицы массы листьев [19]. Репродуктивное усилие у генеративных особей определяли как соотношение веса органов генеративной сферы к общей массе особи [20]. В работе анализируются результаты 120 описаний растительного покрова. Все биометрические измерения были выполнены на 10 растениях в десятикратной повторности в каждой зоне.

Объем и название таксонов даются в основном в соответствии со сводкой А. В. Кравченко [5].

Анализ полученных данных осуществлялся методом математической статистики с применением регрессионного и однофакторного дисперсионного анализа при использовании пакета программ «Microsoft Excel 7» и «Statistica for Windows».

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные характеристики растительного покрова изученных растительных сообществ прибрежной полосы западного побережья Белого моря приведены в табл. 1.

Как видно из таблицы, общее проективное покрытие всех видов в пределах выделенных зон варьировало в среднем от 40 % (I зона) до 10 % (III зона). Четко прослеживается уменьшение проективного покрытия видов растений от супралиторали до нижней литорали, что связано с общим уменьшением числа видов растений по градиенту заливания. При этом доминантным видом в пределах пробной площади во всех зонах является *P. maritima*. Согласно полученным данным, покрытие отдельных видов отличается в разных зонах (см. табл. 1). Проективное покрытие таких содоминирующих видов, как *Salicornia europaea*, *Festuca rubra*, *Conioselinum tataricum*, уменьшается по градиенту удаления от линии уреза малой воды от экотонной зоны к воде в пределах изученной пробной площади. Другие содоминирующие виды – *Glaux maritima*, *Phragmites australis*, *Heleocharis uniglumis*, *Puccinellia maritima*, *Triglochin maritima* – формируют максимальное покрытие в зоне II. Некоторые виды с незначительным проективным покрытием были встречены только в зоне I: *Tripolium vulgare*, *Sonchus humilis*, *Potentilla egedei*, *Peucedanum palustre*, *Agrostis stolonifera*, *Leymus arenarius*.

Проективное покрытие доминирующего вида *P. maritima* уменьшается по градиенту от берега до линии уреза малой воды в пределах изученной пробной площади от 26 до 6 % (рис. 1).

В табл. 2 представлены средние значения плотности особей, морфологических количественных, линейных и весовых показателей зрелых генеративных особей *P. maritima*. В пределах пробной площади плотность особей в выделенных зонах варьировала в среднем от 11,5 (I зона) до 4,4 (III зона). Число же партикул (надземных побегов вегетативного происхождения) в одной особи заметно меньше у растений I зоны, как общее, так и отдельно вегетативных и генеративных (рис. 2).

Согласно представленным в табл. 2 данным, наибольший коэффициент вариации наблюдает-

Характеристика растительного покрова прибрежной полосы западного побережья Белого моря

| Параметры  | Вся выборка        | I зона       | II зона     | III зона    |
|--|--------------------|--------------|-------------|-------------|
| Общее проективное покрытие видов, %                              | <b>25,4 ± 20,5</b> | 39,8 ± 7,2   | 35,8 ± 6,5  | 10,4 ± 1,3  |
| Число видов в описании на учетной площадке, шт.                  | <b>2,3 ± 1,5</b>   | 3,4 ± 0,6    | 2,9 ± 0,5   | 1,2 ± 0,2   |
| <b>Среднее значение проективного покрытия отдельных видов, %</b> |                    |              |             |             |
| <i>Plantago maritima</i>   | <b>14,9 ± 10,9</b> | 22,1 ± 10,7  | 18,5 ± 7,4  | 9,15 ± 8,8  |
| <i>Triglochin maritima</i>                                       | <b>0,2 ± 0,9</b>   | 0,2 ± 0,7    | 0,4 ± 1,5   | 0,2 ± 0,7   |
| <i>Salicornia europaea</i>                                       | <b>0,06 ± 0,2</b>  | 0,1 ± 0,01   | 0           | 0,04 ± 0,01 |
| <i>Agrostis stolonifera</i>                                      | <b>0,12 ± 0,7</b>  | 0,4 ± 0,07   | 0           | 0           |
| <i>Puccinellia maritima</i>                                      | <b>0,5 ± 1,8</b>   | 0,01 ± 0,003 | 1,4 ± 0,2   | 0,15 ± 0,02 |
| <i>Glaux maritima</i>  | <b>1,7 ± 3,6</b>   | 0,5 ± 0,1    | 4,25 ± 0,7  | 0,9 ± 0,1   |
| <i>Juncus gerardii</i> ssp. <i>atropurpureus</i>                 | <b>5,3 ± 12,6</b>  | 9,1 ± 1,6    | 9,3 ± 1,7   | 0           |
| <i>Leymus arenarius</i>  | <b>0,1 ± 0,4</b>   | 0,2 ± 0,04   | 0           | 0           |
| <i>Phragmites australis</i>                                      | <b>0,3 ± 1,3</b>   | 0,03 ± 0,06  | 0,9 ± 0,2   | 0           |
| <i>Festuca rubra</i>   | <b>0,8 ± 3,2</b>   | 2,2 ± 0,4    | 0,5 ± 0,09  | 0           |
| <i>Carex subspathacea</i>  | <b>0,04 ± 0,4</b>  | 0            | 0,1 ± 0,03  | 0           |
| <i>Peucedanum palustre</i>                                       | <b>0,04 ± 0,4</b>  | 0,1 ± 0,02   | 0           | 0           |
| <i>Potentilla egedei</i>   | <b>0,00 ± 0,05</b> | 0,02 ± 0,003 | 0           | 0           |
| <i>Sonchus humilis</i>   | <b>0,3 ± 3,1</b>   | 1,1 ± 0,02   | 0           | 0           |
| <i>Heleocharis uniglumis</i>                                     | <b>0,02 ± 0,1</b>  | 0            | 0,06 ± 0,01 | 0           |
| <i>Triplium vulgare</i>  | <b>0,01 ± 0,1</b>  | 0,03 ± 0,006 | 0           | 0           |
| <i>Conioselinum tataricum</i>                                    | <b>0,7 ± 2,7</b>   | 2,2 ± 0,4    | 0,2 ± 0,04  | 0           |

ся у таких признаков, как общая биомасса надземной части ( $CV = 91$ ) и масса отдельно взятых побегов вегетативных ( $CV = 81$ ) и генеративных ( $CV = 127$ ), а также высота генеративного побега ( $CV = 74$ ) и длина колоса ( $CV = 72$ ). Наименее вариабельные показатели – число листьев на одном побеге ( $CV = 32$ ) и число побегов в одной особи ( $CV = 49$ ).

Для оценки стратегии жизни вида значимым показателем является репродуктивное усилие растений (РУ). В пределах пробной площади по градиенту фактора залиивания (см. табл. 2) репродуктивное усилие растений одной популяции, произрастающих в разных зонах, варьировало от 34 % (I зона) до 14 % (III зона). Большая вариа-

тельность РУ популяции *P. maritima* отражает внутрипопуляционную дифференциацию особей по жизненному состоянию. Снижение РУ при движении к урезу воды, вероятно, отражает уменьшение формирования ассимиляционного аппарата растения и снижение общей мощности особей, что подтверждается нашими данными (см. табл. 2).

Оценка биометрических параметров растений одной популяции, произрастающих в разных нестабильных экотопических условиях, показала, что морфологические показатели вегетативных и генеративных побегов особей *P. maritima* в трех выделенных экотопических зонах отличаются. По значению большинства параметров отлива-

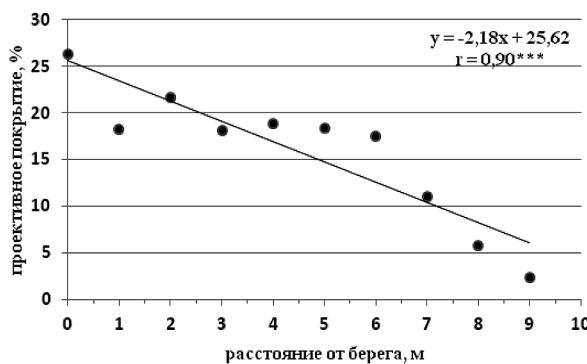


Рис. 1. Проективное покрытие *Plantago maritima* на разных удалениях от верхней границы пробной площади

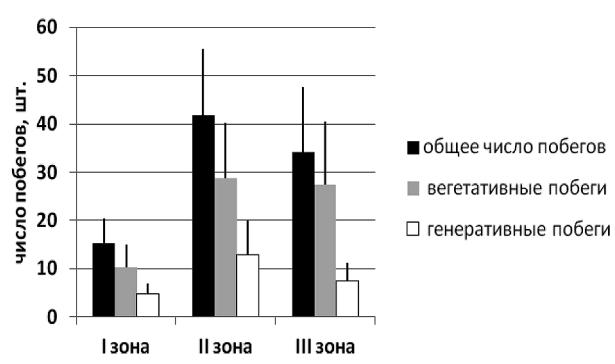
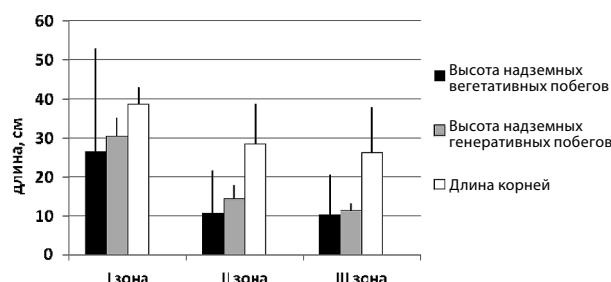


Рис. 2. Число побегов *Plantago maritima* в одной особи в разных зонах залиивания

Таблица 2

| Параметры                                     | СВ, % | I зона          | II зона         | III зона        |
|---|-------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Общее число побегов в одной особи, шт.        | 49    | $15,2 \pm 5,2$  | $41,8 \pm 13,8$ | $34,2 \pm 13,4$ |
| Число вегетативных побегов, шт.               | 56    | $10,4 \pm 4,7$  | $28,8 \pm 11,4$ | $27,4 \pm 12,9$ |
| Число генеративных побегов, шт.               | 66    | $4,8 \pm 2,2$   | $13,0 \pm 7,1$  | $7,6 \pm 3,5$   |
| Число листьев на побеге, шт.                  | 32    | $6,8 \pm 1,4$   | $4,3 \pm 0,9$   | $3,9 \pm 0,7$   |
| Длина листа, см                               | 57    | $24,9 \pm 4,2$  | $9,8 \pm 2,4$   | $8,6 \pm 2,0$   |
| Ширина листа, см                              | 88    | $0,7 \pm 0,8$   | $0,3 \pm 0,09$  | $0,3 \pm 0,09$  |
| Длина цветоноса, см                           | 58    | $26,7 \pm 5,1$  | $13,9 \pm 9,2$  | $9,4 \pm 2,2$   |
| Длина колоса, см                              | 72    | $4,9 \pm 1,9$   | $1,8 \pm 0,6$   | $1,5 \pm 0,8$   |
| Высота надземных вегетативных побегов, см     | 54    | $26,5 \pm 4,7$  | $10,8 \pm 2,0$  | $10,2 \pm 2,4$  |
| Высота надземных генеративных побегов, см     | 74    | $30,4 \pm 4,5$  | $14,5 \pm 3,3$  | $11,3 \pm 1,8$  |
| Длина корней, см                              | 84    | $38,7 \pm 4,3$  | $28,5 \pm 10,2$ | $26,2 \pm 11,6$ |
| Объем корней, мл                              | 72    | $72,5 \pm 52,6$ | $70,0 \pm 27,8$ | $32,5 \pm 16,2$ |
| Сухая масса корней, г                         | 59    | $12,2 \pm 6,5$  | $15,9 \pm 4,1$  | $5,9 \pm 2,2$   |
| Сухая масса надземных вегетативных побегов, г | 70    | $6,1 \pm 3,6$   | $3,1 \pm 1,0$   | $2,7 \pm 0,9$   |
| Сухая масса надземных генеративных побегов, г | 58    | $9,3 \pm 5,2$   | $3,9 \pm 2,4$   | $1,7 \pm 0,9$   |
| Общая сухая масса особи, г                    | 62    | $27,6 \pm 12,1$ | $22,9 \pm 5,9$  | $9,7 \pm 2,5$   |
| Индекс SLA                                    |       | 5,2             | 4,6             | 4,9             |
| Репродуктивное усилие (РУ), %                 | 61    | $34 \pm 13$     | $16 \pm 9$      | $14 \pm 11$     |
| Число особей на пробной площади, шт.          | —     | 167             | 134             | 133             |
| Плотность особей, шт./м <sup>2</sup>          |       | $11,5 \pm 5,1$  | $8,4 \pm 7,5$   | $4,4 \pm 6,5$   |

выявлены для растений зоны I, находящихся под влиянием импульверизации, а не ежедневного затопления, тогда как показатели растений *P. maritima* из II и III зон, испытывающих ежедневное влияние приливов, имели схожие значения. Как видно из представленных на рис. 3 данных, растения I зоны отличались наибольшей высотой надземных побегов почти в два раза и наибольшей длиной корней.

Рис. 3. Морфологические показатели побегов *Plantago maritima* в разных зонах залива

При этом такой показатель, как объем корней, у растений I и II зон имеет почти равные значения, тогда как у растений III зоны он был намного меньше, при незначительной разнице в числе листьев на одном побеге у растений на всей площади исследования (см. табл. 2). Обращает на себя внимание тот факт, что растения I зоны отличались наибольшей длиной листа, наибольшими размерами генеративных органов – длиной

цветоноса и длиной соцветия. Иными словами, по мере приближения к урезу воды (зона III) наблюдается уменьшение размеров растений: высоты побегов, линейных размеров листьев, длины корней. Кроме количественных морфологических показателей растений *P. maritima*, произрастающих на разных участках пробной площади, были определены весовые характеристики: биомасса надземных побегов и масса корней. При сопоставлении полученных результатов было отмечено, что общая масса надземных побегов и масса отдельно вегетативных и генеративных побегов в I зоне превышают эти показатели у растений во II и III зонах, при этом сухая масса корней у растений II зоны больше, чем у растений I и III зон (см. табл. 2).

Результаты анализа значений индекса SLA, отражающего площадь единицы массы листьев, показали, что наибольшие значения этого показателя наблюдаются у растений, произрастающих в зоне I (см. табл. 2). Различия по этому индексу, по-видимому, связаны с адаптацией растений *P. maritima* к местообитаниям разного почвенного богатства и, как следствие, разной биологической продуктивности. Более высокая относительная скорость роста, связанная с высокой интенсивностью и высокой удельной листовой поверхностью, опосредованно индцирует более структурированные и более продуктивные примитивные маршевые почвы, что увеличивает

валовую первичную продукцию, ее более быстрое разложение, превращение в детрит и его поступление в биогеохимический круговорот. В зоне I отмечена наибольшая плотность особей *P. maritima* (см. табл. 2).

Наиболее важным признаком популяций является их возрастная структура. Эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость [6]. В популяции *P. maritima* визуально были выделены три группы особей по размерам, наличию молодых и старых отмирающих побегов, наличию цветоносов: вегетативные (виргинильные, V), зрелые генеративные ( $G_1$ ) и стареющие генеративные ( $G_2$ ).

Для каждой разновозрастной особи был определен ряд количественных и весовых характеристик, некоторые из них представлены в табл. 3. Как видно из таблицы, наибольшей мощностью характеризуются зрелые генеративные особи. У них больше общая биомасса (доходящая до 40–50 г), число партикул (вегетативных – до 30, генеративных – до 20 шт.), длина цветоноса (до 30 см) и колоса (до 5 см).

Особенностью жизненной стратегии растений *P. maritima* является то, что стареющие особи формируют клоны, которые из-за разрастания и увеличения числа партикул приподнимаются над субстратом, что позволяет им находиться под водой во время заливания меньше времени, чем молодым особям, создавая благоприятные условия для осуществления ассимиляционных процессов [6]. Нами же отмечено, что такое явление «выпирания» клона, возможно, приводит к усиленному образованию мелких листьев на каудальной части стебля в зоне образования почек возобновления, тем самым защищая эту часть растений от стирающего действия весеннего льда и сохраняя жизнеспособность особей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе исследования популяции доминантного вида приморских сообществ *Plant-*

*tago maritima* результаты свидетельствуют об изменениях их структурных параметров по градиенту заливания от нижней супралиторали до нижней литорали. Наибольшие отличия между исследуемыми растениями внутри популяции показали растения, произрастающие на супралиторали, то есть находящиеся вне суточной динамики заливания. Практически по всем показателям они оказались выше: проективному покрытию, репродуктивному усилию и другим биоморфологическим показателям (см. табл. 2). Для этих растений отмечались более высокие значения SLA, свидетельствующие об их более высокой фотосинтетической активности и, соответственно, о более высокой биологической и восстановительной продуктивности. Растения, произрастающие на приморской территории, имеют более низкие показатели структурно-функциональной активности, что напрямую связано с наличием комплекса постоянно меняющихся факторов среды – периодическое затопление (смена агрессивной наземно-воздушной среды на гомогенную водную), периодические изменения температуры и освещенности, наличие механического волнового и ледового воздействия.

В ответную реакцию особей *P. maritima* входит уменьшение биомассы и количественных биоморфологических показателей. Так, резко отличается соотношение между биомассой надземных и подземных органов: если в зоне I оно составляет 1,3, то на литорали – 0,4 (зона II) и 0,75 (зона III), что свидетельствует об увеличении биомассы подземных органов, которое связано, прежде всего, с более продолжительным и сильным волновым воздействием у линии уреза воды во время отлива [6]. Несмотря на то что *P. maritima* является облигатным галофитом [6], [11], широко распространен в сообществах литорали и высоко специализирован для существования в этих условиях, его жизнедеятельность лимитируется постоянным неспецифичным воздействием различных факторов среды. Об этом сви-

Таблица 3  
Биометрические параметры особей *Plantago maritima* разных возрастных групп

| Параметры                                 | Вегетативные особи (V) | Генеративные особи зрелые ( $G_1$ ) | Генеративные особи стареющие ( $G_2$ ) |
|---|------------------------|-------------------------------------|--|
| Число листьев на побеге, шт.              | $5,5 \pm 1,1$          | $5,9 \pm 0,9$                       | $5,3 \pm 0,6$                          |
| Длина листа, см                           | $15,55 \pm 1,0$        | $20,5 \pm 2,2$                      | $12,7 \pm 1,9$                         |
| Ширина листа, см                          | $0,47 \pm 0,08$        | $0,5 \pm 0,06$                      | $0,4 \pm 0,05$                         |
| Длина цветоноса, см                       | –                      | $27,8 \pm 3,8$                      | $12,8 \pm 1,4$                         |
| Длина колоса, см                          | –                      | $4,3 \pm 1,0$                       | $2,5 \pm 0,6$                          |
| Высота надземных вегетативных побегов, см | $15,6 \pm 1,1$         | $21,3 \pm 1,6$                      | $11,9 \pm 3,0$                         |
| Высота надземных генеративных побегов, см | –                      | $28,5 \pm 3,2$                      | $13,5 \pm 1,3$                         |
| Длина корней, см                          | $27,9 \pm 8,6$         | $27,7 \pm 7,2$                      | $41,2 \pm 6,9$                         |

тельствуют данные, полученные нами на особях *P. maritima* вне зоны заливания, – их биологическая и генеративная продуктивность выше, чем у растений зоны II и III, а это означает, что растения *P. maritima* в зоне заливания больше энергии тратят на адаптацию к нестабильным условиям существования. Причем у линии уреза малой воды в отлив отмечено как резкое снижение биомассы генеративных побегов, так и относительное увеличение биомассы подземных побегов, связанное с преобладанием вегетативного возобновления над генеративным в зонах литорали. Данное обстоятельство может быть косвенным доказательством того, что растения *P. maritima* имеют определенную «организменную емкость» в отношении реакции на диапазон изменения ведущих абиотических факторов. Ближе к линии уреза малой воды в отлив в зоне III отмечается диффузное и единичное размещение особей с меньшей плотностью на учетных площадках и вследствие этого уменьшается внутривидовая конкуренция. При приближении к коренному берегу (зоны II и I) возрастает плотность особей и их биомасса, размещение на учетных площадках становится групповым, увеличивается контактность особей друг с другом, что свидетельствует

об условиях, наиболее оптимальных для произрастания растений. Вопрос о том, какое условие из этого многофакторного воздействия прилива является лимитирующим для растений, остается открытым.

Таким образом, проведенное исследование популяции *P. maritima* на приливно-отливной зоне Голарктических морей (на примере западного побережья Белого моря) показало, что евроазиатский бореальный облигатный галофит *P. maritima*, пришедший из Средней Азии на побережья Белого и Баренцева морей только в позднекайнозойское время [17], [18], является хорошо адаптированным и широко распространенным видом на новых территориях и в эволюционно «новых» для него условиях обитания. Проведенное исследование поддерживает вывод М. Г. Попова [10] о том, что «адаптивная эволюция является, прежде всего, соматической, затрагивая в первую очередь именно вегетативные органы» [10: 13]. Высокий уровень варьирования всех биометрических и популяционных показателей у особей *P. maritima* свидетельствует о том, что этот пул адаптационных возможностей вида реализуется на территории приливно-отливной зоны в широком диапазоне градиента заливания.

\* Работа выполнена в рамках проекта Государственного задания Минобрнауки России (№ 6.724.2014/К).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бергер В. Я. Продукционный потенциал Белого моря. СПб.: ЗИН РАН, 2007. 292 с.
2. Житний Б. Г. Биологические ресурсы Белого моря и их промысловое использование. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 270 с.
3. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань: КГУ, 1989. 146 с.
4. Кафанов А. И., Иванова М. Б., Колтыпин М. В. Состояние изученности литорали российских дальневосточных морей // Биология моря. 2004. Т. 30. № 4. С. 320–330.
5. Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.
6. Марков М. В., Ботова И. В., Плещинская Е. Н. Структура популяции подорожника приморского на литорали Белого моря // Экология. 1982. № 2. С. 83–85.
7. Марковская Е. Ф., Сергиенко Л. А., Шкляревич Г. А., Сонина А. В., Стародубцева А. А., Смолькова О. В. Природный комплекс побережий Белого моря: Учеб. пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 85 с.
8. Османская Г. О. Поливариантность развития побегов у некоторых видов рода *Plantago* Juss // Вестник ОГУ. 2009. № 5. С. 127–131.
9. Подходы к изучению популяций и консорций: Метод. разработки для студ. биол. спец. / Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова, Л. А. Жукова. М.: МГПИ, 1987. 78 с.
10. Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.: АН СССР, 1963. 135 с.
11. Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
12. 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.
13. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1969. Т. LXXIV. Вып. 1. С. 119–134.
14. Флора Мурманской области. Вып. 5 / Под. ред. А. И. Поярковой. М.; Л.: АН СССР, 1966. 279 с.
15. Ценопопуляции растений: Учеб. пособие / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров, О. В. Смирнова. М.: Наука, 1988. 184 с.
16. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
17. Чернов Ю. И. Экология и биогеография. М.: КМК, 2008. 582 с.
18. Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.
19. Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2003. Vol. 51. P. 335–380.

20. Newell S. J., Framer E. J. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession // *Ecology*. 1978. № 2. P. 228–234.
21. Ralph P. J., Short F. T. Impact of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae*, on the photobiology of eelgrass *Zostera marina* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002. Vol. 226. P. 265–271.

Sergienko L. A., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)  
 D'yachkova T. Yu., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)  
 Androsova V. I., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)  
 Markovskaya E. F., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)  
 Fokusov A. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

### BIOMORPHOLOGY AND POPULATION STRUCTURE OF *PLANTAGO MARITIMA* L. IN INTERTIDAL ZONE ON THE Holarctic SEAS COASTS

The results of the research on the *Plantago maritima* L. population (fam. Plantaginaceae) that is dominant species of salt marsh communities in the intertidal zone on the Western coast of the White Sea near the village Kolezhma (North Karelia) are presented. This coast has been chosen as a reference one because it is characteristic for all coasts of the Holarctic Seas. It is shown that at the population level the structural parameters change per the flood gradient; vitality-ontogenetic structure of the population, biomorphological structure and reproductive effort of generative individuals also vary.

Key words: *Plantago maritima* L., population, intertidal zone, Holarctic Seas, White Sea

#### REFERENCES

1. Berger V. Ya. *Produktsionnyy potentsial Belogo morya* [The potential productivity of the White Sea]. St. Petersburg, ZIN RAN Publ., 2007. 292 p.
2. Zhitnij B. G. *Biologicheskie resursy Belogo morya i ikh promyslovoe ispol'zovanie* [Biological resources of the White Sea and their industrial use]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2007. 270 p.
3. Zlobin Yu. A. *Printsipy i metody izucheniya tsenoticheskikh populyatsiy rastenij* [Principles and methods for the study of cenopopulations of plants]. Kazan, KGU Publ., 1989. 146 p.
4. Kafanov A. I., Ivanova M. B., Koltynin M. V. State of knowledge about the littoral of Russian Far Eastern seas [Sostoyanie izuchenosti litorali rossijskikh dal'nevostochnykh morej]. *Biologiya morya* [Marine biology]. 2004. Vol. 30. № 4. P. 320–330.
5. Kравченко А. В. *Konspekt flory Karelii* [Checklist of flora of Karelia]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2007. 403 p.
6. Markov M. V., Botova I. V., Pleshchinskaya E. N. Population structure of *Plantago maritima* on the littoral of the White Sea [Struktura populyatsii podorozhnikika primorskogo na litorali Belogo morya]. *Ekologiya* [Ecology]. 1982. № 2. P. 83–85.
7. Markovskaya E. F., Sergienko L. A., Shklyarevich G. A., Sonina A. V., Starodubtseva A. A., Smol'kova O. V. *Prirodnyy kompleks poberezhiy Belogo morya: Uchebnoe posobie* [The natural complex of the White Sea coasts: A handbook]. Petrozavodsk, KarNTs RAN Publ., 2010. 85 p.
8. Osmanova G. O. *Morfologicheskie osobennosti osobey i struktura tsenopopulyatsiy Plantago lanceolata L.* [The morphological features of individuals and structure of populations *Plantago lanceolata* L.]. Yoshkar-Ola, MarGU Publ., 2007. 184 p.
9. Podkhody k izucheniyu populyatsiy i konsortsiy: Metod. razrabotki dlya stud. biol. spets. [Approaches to the study of populations and the consortium: a handbook for students of biol. spec]. Moscow, MGPI Publ., 1987. 78 p.
10. Popov M. G. *Osnovy florogenetiki* [Basics of florogenetics]. Moscow, AN SSSR Publ., 1963. 135 p.
11. Sergienko L. A. *Flora i rastitel'nost' poberezhij Rossijskoy Arktiki i sopredel'nykh territorij* [Flora and vegetation of the Arctic coasts of Russia and adjacent territories]. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 2008. 225 p.
12. Sergienko L. A., Fokusov A. V. Cenopopulation structure of *Plantago maritima* L. (Plantago maritima, Plantaginaceae) in the coastal ecosystems of the western coast of the White Sea [Tsenopopulyatsionnaya struktura *Plantago maritima* L. (Podorozhnik morskoy, sem. Plantaginaceae – Podorozhnikovye) v primorskikh ekosistemakh zapadnogo poberezh'ya Belogo morya]. *Problemy sovremennoy nauki i obrazovaniya* [Problems of modern science and education]. 2015. № 31. P. 12–14.
13. Uranov A. A., Smirnova O. V. Classification and main features of perennial plant populations [Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnikh rastenij]. *Byulleten' MOIP. Otd. biol.* 1969. Vol. LXXIV. Issue 1. P. 119–134.
14. Flora Murmanskoy oblasti. Vyp. 5 [Flora of the Murmansk region]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1966. 279 p.
15. Tsenopopulyatsii rastenij: Uchebnoe posobie [Cenopopulations of plants: a handbook]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p.
16. Tsyganova D. N. *Fitoindikatsiya rezhimov v podzone khvoyno-shirokolistvennykh lesov* [Phytoindication of regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 198 p.
17. Chernov Yu. I. *Ekologiya i biogeografiya* [Ecology and Biogeography]. Moscow, KMK Publ., 2008. 582 p.
18. Yurtsev B. A., Tolmachev A. I., Rebristaya O. V. *Floral limitation and division of the Arctic* [Floristicheskoe ogranicenie i razdelenie Arktiki]. Arkticheskaya floristicheskaya oblast'. Leningrad, Nauka Publ., 1978. P. 9–104.
19. Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
20. Newell S. J., Framer E. J. Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession // *Ecology*. 1978. № 2. P. 228–234.
21. Ralph P. J., Short F. T. Impact of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae*, on the photobiology of eelgrass *Zostera marina* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002. Vol. 226. P. 265–271.