

Тактики и стратегии выживания ценопопуляций земляники восточной (*Fragaria orientalis* Losinsk.)

Tactics and life strategies of coenopopulations *Fragaria orientalis* Losinsk.

Корякина Н. К., Кардашевская В. Е.

Koryakina N. K., Kardashevskaya V. E.

Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия.

E-mails: e.mail.natalya23@gmail.com; kardashevskaya_v@inbox.ru

North-Eastern Federal University named after M. K. Ammosova, Yakutsk, Russia

Реферат. Изучены онтогенетические тактики и стратегии выживания земляники восточной (*Fragaria orientalis* Losinsk.) в Центральной Якутии. Выявлены 4 типа онтогенетических тактик организменных признаков морфоструктур особей. По характеру проявления согласованности в организации морфологической структуры растений установлены 2 типа онтогенетических стратегий (защитно-стрессовая и стрессово-защитная) и конкурентно-стресс-толерантная эколого-ценотическая стратегия (CS-стратегия). У вида четко представлены как черты конкурента, так и черты стресс-толеранта.

Ключевые слова. Индекс виталитета ценопопуляций (IVC), коэффициент вариации (CV, %), коэффициент детерминации (R^2_m), онтогенетические стратегии, онтогенетические тактики, эколого-ценотическая стратегия.

Summary. The ontogenetic tactics and survival strategies of *Fragaria orientalis* Losinsk have been studied in Central Yakutia. There were revealed 4 types of ontogenetic tactics of organismic characters of morphological structures. By the nature of consistency manifestation in the organization of the plant morphological structure, were established two types of ontogenetic strategies (protective-stress and stress-protective) and a competitive-stress-tolerant ecological-cenotic strategy (CS-strategy). The species clearly presents both the traits of a competitor and the traits of a stress tolerant.

Key words. Coefficient of variation (CV, %), coefficient of determination (R^2_m), ecological-cenotic strategy, *Fragaria orientalis* Losinsk., index of vitality of cenopopulations (IVC), ontogenetic strategies, ontogenetic tactics.

Земляника восточная (*Fragaria orientalis* Losinsk.) – многолетнее ягодное травянистое растение, образующее наземные столоны (Жукова, 1995). На территории Республики Саха (Якутия) вид произрастает южнее 64° с. ш. в сухих светлых лиственнично-березовых лесах, их опушках, гарях (Конспект флоры ..., 2012). В Якутии до настоящего времени дикорастущие ценопопуляции земляники восточной недостаточно исследованы (Васильева, 2011).

Цель исследования – изучение тактик и стратегий выживания *Fragaria orientalis* Losinsk. в районах Центральной Якутии.

Исследования по изучению якутских популяций земляники восточной проводились в течение трех лет (2018–2020 гг.) в шести районах Центральной Якутии. В 2018–2019 гг. в Намском р-не исследовали в динамике 8 ЦП (ЦП 1–8), Амгинском – 9 ЦП (ЦП 9–17). В 2020 г. исследовали 17 ЦП: Хангаласском районе – 9 (ЦП 18–26), Чурапчинском – 4 (ЦП 27–30), Верхневилуйском – 2 (ЦП 31–32) и Усть-Алданском – 2 (ЦП 33–34). Исследования провели по общепринятым онтогенетическим и популяционно-демографическим методам (Уранов, 1975; Ценопопуляции растений ..., 1976, 1988; Жукова, 1995).

В каждой ЦП на 30 генеративных особях *Fragaria orientalis* Losinsk. был проведен учет 25–29 биоморфологических признаков: высота особи (1 признак); число живых и мертвых листьев (2 и 3); длина черешка (4), длина и ширина (5, 6) листовой пластинки максимального по размерам тройчатосложного листа; длина (7), ширина (8), число зубцов (9) на среднем листочке этого листа. Следующие признаки: число столонов на особи (10 признак); общая длина всех столонов на особи (11); длина (12), число узлов (13) и розеток (14) на максимальном столоне; онтогенетическое состояние максимальной дочерней

розетки; число ювенильных (15), иматурных (16) розеток и ответвлений (17) на максимальном столоне. Следующие учитываемые признаки: число дочерних розеток на особи (18); онтогенетическое состояние максимальной розетки (признаки 19, 20); высота максимальной розетки (21) и число листьев (22) на нем. В генеративной сфере учитывали число генеративных побегов (23). На максимальном генеративном побеге измеряли высоту (24), число листьев (25) и ложных плодов (26). Далее на особи проводили учет числа цветков (27), ложных плодов (28), измеряли длину максимального ложного плода (29).

Под онтогенетической тактикой понимается характер изменчивости признаков особей в экоклине. Оценка онтогенетических тактик необходима для понимания адаптируемости растений к условиям обитания (Злобин, 2009). Морфологическая структура особей растений разных жизненных форм формируется в результате разных онтогенетических тактик организменных признаков. Изучение тактик провели в соответствии с методическими разработками Ю. А. Злобина (1989) и А. Р. Ишбирдина, М. М. Ишмуратовой (2004), различающих пять типов онтогенетических тактик. Уровень изменчивости признаков оценивается по коэффициенту вариации (CV, %). Экоклин, или экологический градиент ухудшения условий устанавливается по уменьшению индекса виталитета ценопопуляций (IVC), вычисляемого по размерным показателям особей ЦП (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Ряд ЦП по убыванию их IVC ежегодно может меняться.

Под стратегией жизни подразумевают комплексы адаптаций, возникшие в ходе эволюции к факторам биотической и абиотической среды (Ишбирдин и др., 2005). Определение онтогенетической стратегии вида осуществлялось в соответствии с природой изменения морфологической интеграции, или целостности растений на градиенте ухудшения условий произрастания (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Морфологическая целостность оценивалась как среднее значение коэффициентов детерминации (R^2_m), или квадратов коэффициентов корреляции всех пар признаков.

Исследования ЦП *Fragaria orientalis* Losinsk. проводили без изъятия и повреждения растений. Показателя увлажнения ЦП выявили по гидротермическому коэффициенту увлажнения (ГТК), установленному по методике Г. Т. Селянинова (Сиротенко, 2012). Всего было исследовано 1260 генеративных особей *Fragaria orientalis*. Статистическая обработка материала и построение графиков проведена с помощью программ Microsoft Exsel 2013 и Statistica 2010.

В табл. представлены онтогенетические тактики организменных признаков *Fragaria orientalis* в разных районах Якутии в 2018–2020 гг. Онтогенетические тактики рассмотрены по признакам-индикаторам объекта исследования, выявленные нами и представленные ранее (Чемезова и др., 2020). К биологическому показателю индикатора относятся в основном вегетативные признаки (10–13, 21, 22). В группу таксономических признаков постоянно входят два признака: число листьев на особи (2) и число зубцов среднего листочка (9). К экологическим индикаторам относятся один вегетативный признак – число ответвлений от максимального столона (17) и два признака из генеративной сферы – число цветков на особи (27) и длина максимального ложного плода (29).

Таблица

Онтогенетические тактики организменных признаков *Fragaria orientalis* Losinsk. в 2018–2020 гг.

Признаки-индикаторы	Организменные признаки особи	Онтогенетические тактики признаков по годам		
		2018	2019	2020
Биологические	Число столонов (10)	Дивергентная	Конвергентно-дивергентная	Конвергентно-дивергентная
	Длина всех столонов на особи (11)	Дивергентная	Конвергентно-дивергентная	Конвергентно-дивергентная
	Длина максимального столона (12)	Дивергентная	Конвергентно-дивергентная	Конвергентно-дивергентная
	Число узлов на столоне (13)	Дивергентная	Конвергентно-дивергентная	Конвергентно-дивергентная
	Длина максимальной розетки (21)	Дивергентная	Конвергентно-дивергентная	Конвергентно-дивергентная
	Число листьев в розетке (22)	Дивергентная	Конвергентно-дивергентная	Конвергентно-дивергентная

Таблица (окончание)

Признаки-индикаторы	Организменные признаки особи	Онтогенетические тактики признаков по годам		
		2018	2019	2020
Таксономические	Число листьев (2)	Дивергентная	Конвергентная	Дивергентно-конвергентная
	Число зубцов среднего листочка (9)	Дивергентная	Конвергентно-дивергентный	Дивергентная
	Число ответвлений на максимальном столоне (17)	Дивергентная	Дивергентная	Дивергентная
Экологические	Число цветков на особи (27)	Дивергентно-конвергентная	Дивергентно-конвергентная	Конвергентно-дивергентная
	Длина максимального ложного плода (29)	Дивергентно-конвергентная	Дивергентно-конвергентная	Конвергентно-дивергентная

На рис. 1 приведены примеры онтогенетических тактик организменных признаков вида. Первая из них тактика конвергенции, характеризующаяся понижением вариативности морфологического признака при ухудшении условий обитания. Следует подчеркнуть, что в 2019 г. индекс виталитета (IVC) шестнадцати обследованных ЦП (ЦП 1–16) значительно снижается от 1,602 до 0,507. Конвергентную тактику проявляет лишь единственный признак – число листьев на особи в 2019 г. (рис. 1). Изменчивость признака снижается от 36 до 21 %. В другие годы исследования данный вид тактики не обнаружен (табл.).

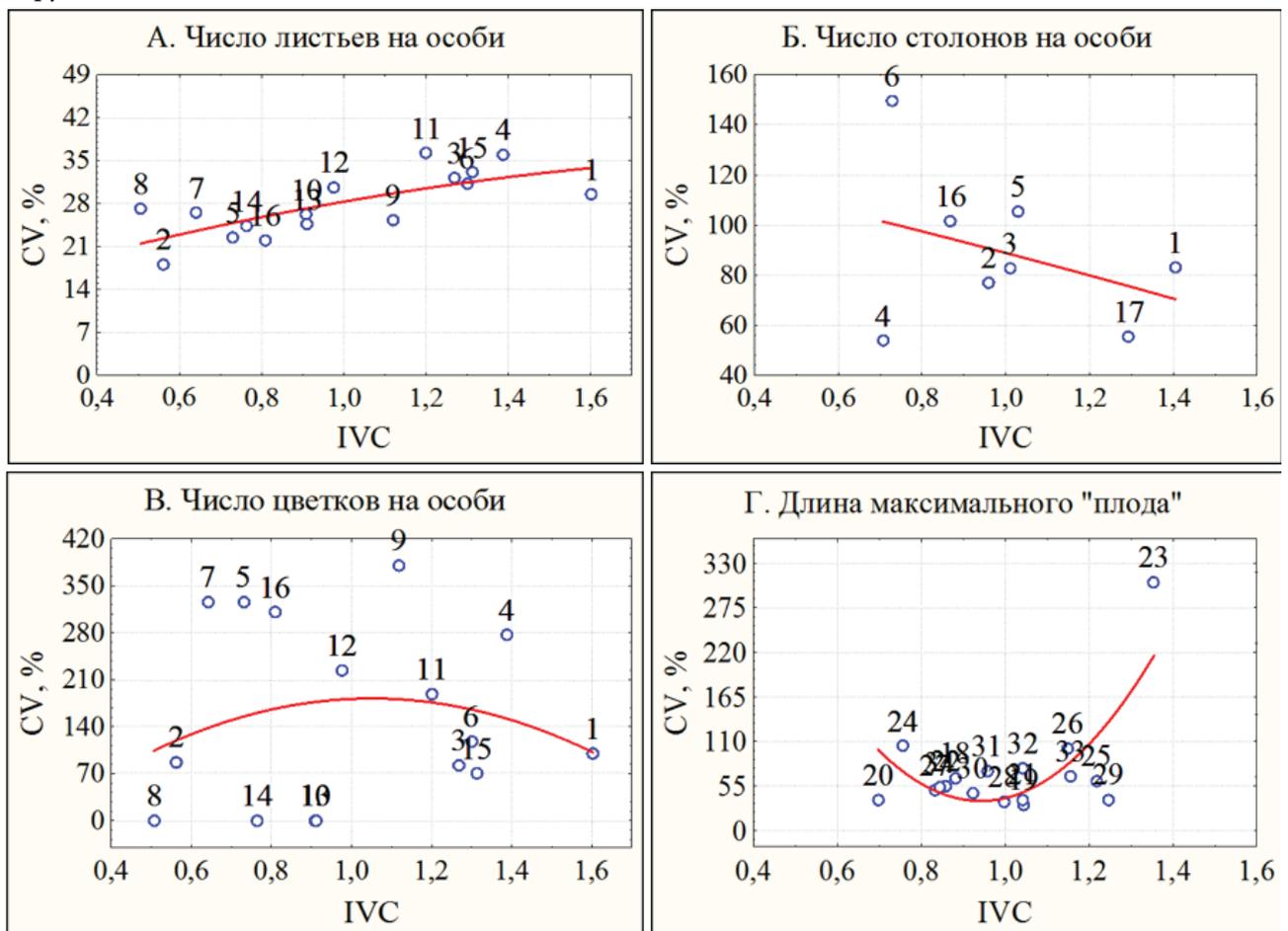


Рис. 1. Типы онтогенетических тактик морфологических признаков особей *Fragaria orientalis*: 1, 2, 3, ... – номера ЦП; А – конвергентная тактика; Б – дивергентная; В – дивергентно-конвергентная; Г – конвергентно-дивергентная.

Вторым типом онтогенетической тактики является дивергентная тактика (рис. 1). Это тактика возрастания изменчивости морфологических признаков при ухудшении жизненного состояния (IVC), т. е. ухудшении условий произрастания. На рис. 1 видно, что такой тип тактики характерен для одного из биологических признаков-индикаторов – числа столонов на особи. Видно увеличение вариативности числа столонов от 70 до 100 % при повышении стресса. Стоит отметить, что в 2018 и 2020 гг. в ценопопуляциях Центральной Якутии значение индекса виталитета (IVC) уменьшается от 1,404 до 0,707 и 1,354–0,697 соответственно. В 2018 г. дивергентная тактика преобладает и характерна для 83,3 % признаков, причем исключительно для всех вегетативных организменных признаков. В 2019 г. этот тип тактики сохраняет единственный экологический признак – число ответвлений максимального столона (8,3 %). В 2020 г. этот признак также не меняет свою онтогенетическую тактику. Можно считать, что тактика дивергенции этого экологического признака достаточно стабильна и является признаком адаптивности.

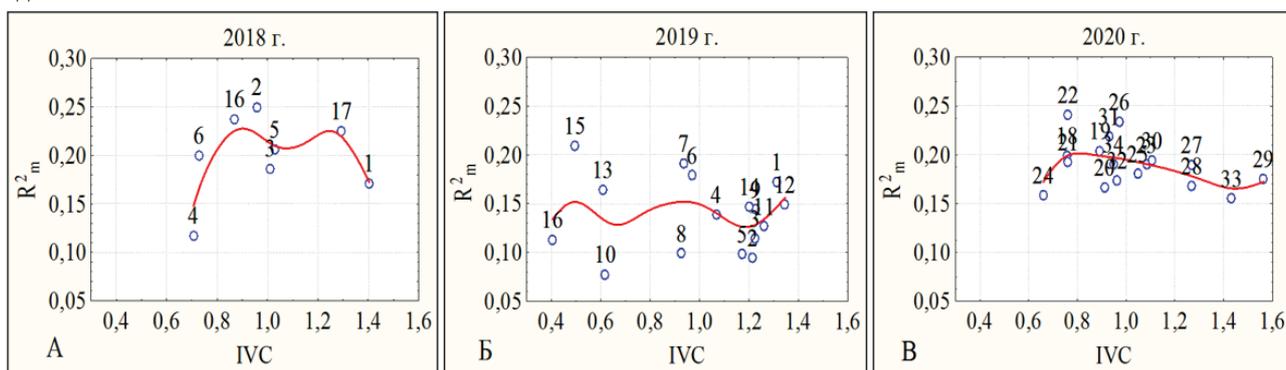


Рис. 2. Онтогенетические стратегии *Fragaria orientalis* в Центральной Якутии в разные годы: 1, 2, 3, ... – номера ЦП; А – защитно-стрессовая; Б – стрессово-защитная; В – защитно-стрессовая.

Третьим типом онтогенетической тактики является дивергентно-конвергентная тактика. На рис. 1 видно, что при ухудшении условий роста и развития варьирование морфометрических признаков сначала возрастает от 80 до 175 %, затем отмечается постепенное снижение уровня изменчивости признаков до 105 %. В 2018 г. подобный тип онтогенетической тактики характерен для двух экологических признаков-индикаторов генеративной сферы: числа цветков на особи (27) и длины максимального ложного плода (29) (16,7%). В 2019 г. эти признаки сохраняют свою тактику, однако в 2020 г. тактика меняется в конвергентно-дивергентную.

Четвертым типом онтогенетической тактики является конвергентно-дивергентная тактика – с нарастанием стресса происходит сначала снижение общей изменчивости, признаки стабилизируются, но дальнейшее ухудшение условий приводит к дестабилизации в формировании признаков, варьирование признаков возрастает. В 2018 г. данный тип тактики не проявил ни один из структурных признаков особей ЦП. В последующие годы конвергентно-дивергентная тактика проявилась в стремительном понижении, а затем в постепенном повышении изменчивости признаков в наиболее неблагоприятных условиях обитания ($CV = 220-40-100\%$) (рис. 1). В 2019 г. конвергентно-дивергентную тактику проявляют 100 % биологических и 33,3% таксономических признаков-индикаторов, в целом 58,3 % от общего числа признаков. В 2020 г. этот тип тактики сохраняют все биологические признаки, тогда как все таксономические изменяют свою тактику в дивергентно-конвергентную или дивергентную. Отметим, что в 2020 г. подавляющее большинство признаков проявляют комбинированную конвергентно-дивергентную тактику (81,8 %), в том числе 66,6% экологических признаков, ранее с доминированием дивергентно-конвергентной тактики.

Таким образом, в 2018–2020 гг. шесть биологических признаков проявляют два типа онтогенетических тактик. В целом, в Центральной Якутии в течение 2018–2020 гг. происходит усиление засухи. В более благоприятный по влажности 2018 г. биологические признаки имеют дивергентную тактику (100 %). В 2019 г. с ухудшением условий все биологические индикаторы выработали комбинированную конвергентно-дивергентную тактику, сохранив ее в 2020 г. (табл.). Таксономические признаки-индикаторы в годы исследований постоянно меняют онтогенетические тактики: если в 2018 г. для всех этих признаков характерен дивергентный тип, то в следующие два года признаки 2 и 9 вырабатывают различные типы тактик: конвергентную, дивергентно-конвергентную, конвергентно-дивергентную и ди-

вергентную. Экологический признак-индикатор вегетативной сферы (17) в течение трех лет сохраняет дивергентную онтогенетическую тактику. Для признаков генеративной сферы (27, 29 признаки) в 2018–2019 гг. характерна дивергентно-конвергентная тактика. В 2020 г., характеризующемся в разных районах по ГТК как засушливый-очень сухой, эти признаки вырабатывают другую тактику – конвергентно-дивергентную (табл.). При усилении стресса (засушливости) в большей степени вырабатывается конвергентно-дивергентная тактика. В целом, количественное соотношение разных типов тактики за 3 года следующее: конвергентно-дивергентная тактика определяется у 45,4 % признаков, дивергентную тактику проявляют 36,4 % признаков, дивергентно-конвергентную – 15,2 % и конвергентную – 3,0 %. Таким образом, сравнение онтогенетических тактик показывает, что для полного прохождения онтогенеза и выживания морфологические признаки *Fragaria orientalis* в большей степени проявляют конвергентно-дивергентную и дивергентную тактики. Тактика стабилизации не представлена у вида.

Оценка стратегий жизни растений является одной из ключевых задач популяционной ботаники. Исследовали онтогенетическую и эколого-фитоценотическую стратегии *Fragaria orientalis*. С помощью показателя изменения морфологической целостности (R^2_m – коэффициента детерминации) признаков в ряду ухудшения условий обитания, установленном по IVC, определили онтогенетическую стратегию выживания вида (рис. 2). В 2018 г. в градиенте ухудшения условий первоначально происходит усиление морфологической интеграции особей, что выражается в повышении коэффициента детерминации (R^2_m) от 0,17 до 0,22 и соответствует защитной стратегии. При дальнейшем ухудшении условий (комплексное воздействие засухи, антропогенного давления, межвидовой конкуренции, задержанности почвы и др.), т.е. усилении стресса, ослабляется координированность развития признаков на морфологическом уровне. Это отражается на понижении целостности – коэффициента морфологической интеграции от 0,22 до 0,09 и проявлением и усилением стрессовой компоненты. В 2019 г. наблюдается стрессово-защитная онтогенетическая стратегия: при нарастании стресса сначала происходит дезинтеграция структуры, затем усиление интеграции – координированности развития морфологических признаков. В 2020 г. по характеру проявления согласованности организации морфологической структуры характерен защитно-стрессовый тип онтогенетической стратегии (рис. 2). Таким образом, для *Fragaria orientalis* характерен комбинированный (смешанный) тип онтогенетической стратегии – чередование стрессовой и защитной компонент.

По системе оценки эколого-фитоценотической стратегии, открытой Л. Г. Раменским и Дж. Ф. Граймом и названной Б. М. Миркиным (Миркин, Наумова, 1998) системой эколого-фитоценотической стратегии Раменского-Грайма, *Fragaria orientalis* обладает смешанным типом жизненной стратегии. Вид сочетает в себе черты виолента (конкурента, С-тип стратегии) и пациента (стресс-толеранта, S-тип), и поэтому его стратегия определяется как конкурентно-стресс-толерантная эколого-ценотическая стратегия (CS-стратегия).

Как виолент вид имеет следующие признаки: является доминантом или содоминантом в фитоценозах, быстро стареет и ухудшает показатели организменных и популяционных признаков при неблагоприятных условиях среды, т.е. черты виолентности у вида проявляются лишь в благоприятных условиях.

Черты пациентности проявляются во многих признаках. Так, жизненная форма – столонообразующий многолетник с явно полицентрической биоморфой, его самоподдержание осуществляется за счет вегетативного размножения столонами. Вид способен переносить засуху во временно не цветущем состоянии, имеет конкурентно-стресс-толерантную (CS) эколого-фитоценотическую стратегию, комбинированную онтогенетическую стратегию со стрессовой и защитной компонентой и проявляет разнообразные тактики выживаемости.

Таким образом, в годы исследования (2018–2020 гг.) *Fragaria orientalis* проявляет четыре типа онтогенетических тактик организменных признаков (конвергенции, дивергенции, конвергентно-дивергентную и дивергентно-конвергентную), два типа онтогенетических стратегий (защитно-стрессовая и стрессово-защитная) и конкурентно-стресс-толерантную эколого-ценотическую стратегию (CS-стратегия). У вида четко представлены как черты виолента (С-конкурента), так и черты пациента (S-стресс-толеранта). Именно проявления разнообразных тактик и стратегий позволяют *Fragaria orientalis* адаптироваться в различных условиях обитания.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева Е. П. Эколого-морфологические особенности якутских популяций земляники восточной / Е. П. Васильева, В. И. Белевцова, В. Н. Сорокопудов // Наука и образование, 2011. – № 2. – С. 103–106.

- Жукова Л. А.** Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
- Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во КГУ, 1989. – 146 с.
- Злобин Ю. А.** Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Универ. кн., 2009. – 263 с.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М.** Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов Всероссийского популяционного семинара. – Сыктывкар: Коми науч. центр Урал. отд-ния РАН, 2004. – Ч. 2. – С. 113–120.
- Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Жирнова Т. В.** Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н. И. Лобачевского, 2005. – № 1. – С. 85–98.
- Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения** / сост. Л. В. Кузнецова, В. И. Захарова. – Новосибирск: Наука, 2012. – С. 272.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г.** Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа, 1998. – 413 с.
- Сиротенко О. Д.** Основы сельскохозяйственной метеорологии. Т. II. Методы расчетов и прогнозов в агрометеорологии. Книга 1. Математические модели в агрометеорологии. – Обнинск: ФГБУ «ВНИИГМИ – МЦД», 2012. – 136 с.
- Уранов А. А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. – № 2. – С. 7–33.
- Ценопопуляции растений (основные понятия)** / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова и др. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии)** / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
- Чемезова С. Г., Корякина Н. К., Кардашевская В. Е.** Структура жизненности и изменчивости ценопопуляций *Fragaria orientalis* Losinsk. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2020. – Т. 19, № 1. – С. 240–244. DOI: 10.14258/pbssm.2021047