

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ТЕМПОВ РАЗВИТИЯ *FRAGARIA VESCA* L. В ПРИРОДНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ И ПОСАДКАХ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-00952а.

Рассмотрена поливариантность темпов развития особей *Fragaria vesca*. Впервые динамическая поливариантность темпов развития земляники лесной описана на основе не только биологического возраста (посадки), но и условного (природные ценопопуляции). В ценопопуляциях земляники лесной выделены классы развития, а также варианты их онтогенеза.

Ключевые слова: *F. vesca*; особь; поливариантность; классы развития.

Генетическая и фенотипическая изменчивость особей в ценопопуляциях, а также гетерогенность среды обитания приводят к многообразию вариантов развития особей. Это широко распространенное явление, которое представляет собой адаптационный механизм, определяющий устойчивость как отдельных особей, так и всей ценопопуляции (ЦП) в целом.

Поливариантность темпов развития относится к II надтипу динамической или временной поливариантности, который выражается в различной скорости индивидуального развития, его показателем является продолжительность онтогенетических состояний. Этот надтип поливариантности расширяет экологическую нишу вида, позволяет наиболее полно использовать возможности среды для выживания и развития максимального числа особей, что в целом повышает устойчивость популяции [1]. Л.А. Жукова [2–5], анализируя большой фактический материал по исследованию популяций различных видов растений в естественных и искусственных условиях, выделила 6 классов временной поливариантности онтогенеза: нормальные темпы развития, замедленное развитие, ускоренное развитие, пропуск одного или нескольких онтогенетических состояний, реверсии в более ранние онтогенетические состояния или омоложение, временный (вторичный) покой. Биологическое значение временной поливариантности заключается в том, что отдельные растения, оказавшись в неблагоприятных условиях, способны изменять темпы своего развития, избегая тем самым их негативных воздействий. Длительные наблюдения ряда исследователей за маркированными особями разных жизненных форм показали, что на протяжении полного онтогенеза одной особи темпы ее развития могут меняться на разных этапах онтогенеза [6–8]. Поливариантность развития обеспечивает максимальную приспособляемость особей к меняющимся условиям среды.

Ранее поливариантность темпов развития особей принято было описывать на основе их индивидуально-го развития, учитывая в основном биологический возраст растений. В основе исследования структуры и динамики ценопопуляций лежит возрастная дифференциация особей, базирующаяся на определении не только биологического, но и календарного возраста особей. В лесоведении установление календарного возраста у древесных растений является доминирующим [9–12]. Каждая особь характеризуется как календарным возрастом – отрезком времени с момента возникновения особи до момента исследования, так и биологическим или онтогенетическим, основанным на изучении индивидуального развития организма [1]. Необходимо от-

метить, что биологический возраст всегда связан с календарным, т.к. последовательность онтогенетических процессов протекает во времени. Следовательно, особи одинакового онтогенетического состояния могут иметь разный календарный возраст и, наоборот, особи различных онтогенетических состояний обладают одинаковым календарным возрастом. У большинства корневищных многолетников возможно определение условного или относительного возраста (интервал времени от возникновения самой старой сохранившейся части растения до момента наблюдения) [13].

Цель работы – проанализировать темпы развития особей земляники лесной на основе условного возраста и биологического.

Объект исследования – земляника лесная (*Fragaria vesca* L.) – лекарственное и пищевое растение, травянистый наземно-столонообразующий короткокорневищный поликарпик из семейства Розовые (Rosaceae).

Для анализа поливариантности темпов развития растений использовали особи земляники лесной, собранные в четырех фитоценозах на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» Республики Марий Эл: липняк осиновый; сосняк можжевельново-зеленомошный; рудеральное сообщество на железнодорожной насыпи и ежево-разнотравный луг, а также растения с экспериментального участка Марийского государственного университета (МарГУ). Исследуемые местообитания отличаются по характеру почв и по типу растительного сообщества: *липняк осиновый* – почва – бурая, лесная, связно-песчаная грунтово-глееватая на слоистых песках; 2) *сосняк-можжевельново-ландышево-зеленомошный* – расположен на склоне восточно-юго-восточной экспозиции с уклоном 8°, почва – бурая, лесная, связно-песчаная на слоистых средних и крупнозернистых аллювиально-деллювиальных песках; 3) *рудеральное сообщество на железнодорожной насыпи* – земляника лесная произрастает среди крупного известнякового щебня (карбонатная горная порода), при полной освещенности; 4) *ежево-разнотравный луг* – ЦП *F. vesca* произрастает на границе между лугом сенокосного использования и смешанным лесом, почва – дерново-среднеподзолистая, связнопесчаная, грунтово-глееватая на двучленных песчано-суглинистых породах.

Особи земляники лесной разных онтогенетических состояний из трех фитоценозов: липняка осинового (популяционный локус 1), сосняка можжевельново-зеленомошного (популяционный локус 2), рудерального сообщества на железнодорожной насыпи (популяционный локус 3) были пересажены в экологически однородные условия на экспериментальный участок

МарГУ. Наблюдения за ходом их онтогенеза проводили в течение одного года.

В работе использовали следующие методы: сравнительно-анатомо-морфологический [14]; онтогенетический, в соответствии с концепцией дискретного описания онтогенеза Т.А. Работнова [10], А.А. Уранова [15] и их учеников [1, 3]; статистический [16]. Условный возраст определяли у каждой особи *F. vesca* из природных сообществ по числу надземных побегов, годичных приростов на корневище, учитывали количество живых и погибших побегов от n -го до $n+5$ порядков, год их формирования. Для растений *F. vesca* каждой онтогенетической группы была рассчитана мода условного возраста – точка на оси абсцисс, соответствующая максимальной частоте теоретической кривой распределения вариант [16], т.к. он выражается целыми числами и имеет дискретное значение. Биологический возраст определяли путем выделения в ценопопуляции онтогенетических групп растений.

Динамическую поливариантность принято изучать по биологическому возрасту [2, 3, 6–8, 17]. Нами впервые временная поливариантность у особей *F. vesca* в природных фитоценозах описана на основе условного возраста [18]. Результаты анализа гербарного материала на основе косвенного признака (количества годичных приростов) позволили выявить механизм саморегуляции популяций земляники лесной. Онтогенез у особей земляники лесной в трех фитоценозах (ежово-разнотравный луг, рудеральное сообщество на железнодорожной насыпи, липняк осиновый) неполный (растения вегетативного происхождения), в сосняке можжевельно-зеленомошном – сокращенный (в связи с пропусками генеративного периода).

Рассматривая неполный и сокращенный онтогенез земляники лесной в изученных фитоценозах, можно заключить, что моды условного возраста расположены по нисходящей (рис. 1): липняк осиновый (4–23); в рудеральном сообществе на железнодорожной насыпи (3–19); сосняк можжевельно-зеленомошный (4–15) и ежово-разнотравный луг (4–11). Подсчет условного возраста позволил нам выделить минимальную продолжительность онтогенеза, его модальный ход и максимальную продолжительность индивидуального развития.

С помощью значений условного возраста особи разных онтогенетических состояний изученных ценопопуляций были распределены по классам развития – ускоренный, нормальный и замедленный. Значения моды принимались как норма, показатели меньше моды – ускоренное развитие, а больше моды – замедленное развитие. Наблюдения показали, что большинство особей *F. vesca* из всех изученных местообитаний (липняк осиновый; рудеральное сообщество на железнодорожной насыпи; сосняк можжевельно-зеленомошный и ежово-разнотравный луг) развивались замедленными темпами (табл. 1). С переходом особи в следующее онтогенетическое состояние условный возраст увеличивается. Выявлено, что условный возраст зависит как от местообитания, так и от онтогенетического состояния. Максимальный условный возраст отмечен у особей, произрастающих в липняке осиновом (рис. 1), минимальный – у растений в ежово-разнотравном лугу (рис. 1). Растения земляники лесной в рудеральном сообществе на железнодорожной насыпи и в сосняке

можжевельно-зеленомошном имели промежуточные значения условного возраста. По-видимому, это обусловлено различной реакцией на комплекс условий среды обитания. Так, например, особые эдафические условия в липняке осиновом, оторфованная подстилка, часть которой перегнила, вторая – минерализовалась, третья – перешла в гумус, а также зола, сохранившаяся после пожара, повышенное содержание азота в слабых почвах, отсутствие антропогенной нагрузки – определили способность растений *F. vesca* длительное время находиться в том или ином онтогенетическом состоянии.

Растения земляники лесной, произраставшие на ежово-разнотравном лугу сенокосного использования, в среднем быстрее проходили полный онтогенез, чем особи *F. vesca* других сообществ. По-видимому, в данном местообитании на ускоренное развитие растений исследуемого вида влияли: высокая задернованность почвы злаковыми растениями, полная фоновая освещенность и антропогенная нагрузка. Благодаря полной фоновой освещенности, отсутствию конкуренции с другими травянистыми растениями, а также благоприятному для роста и развития субстрату длительность онтогенеза земляники лесной в рудеральном сообществе на железнодорожной насыпи с крупным известняковым щебнем составила от 3 до 19 лет. В сосняке можжевельно-зеленомошном невысокая продолжительность индивидуально-го развития у *F. vesca* обусловлена сокращением онтогенеза, которое происходит за счет того, что особи пропускают ряд онтогенетических состояний в разные периоды. В данном случае особи земляники лесной задерживались в виргинильном состоянии, далее, минуя генеративный период, переходили в субсенильное состояние. Малая продолжительность жизни у растений, вероятно, также зависела от низкой освещенности и высокой конкурентной борьбы за минеральное питание среди богатого разнообразия ценопопуляций травянистых растений в данном фитоценозе.

Определение онтогенетических состояний у растений земляники лесной с экспериментального участка МарГУ позволило рассмотреть временную поливариантность развития особей по биологическому возрасту (определение по морфологическим признакам, обусловленным онтогенетическими изменениями) (рис. 2; табл. 2). Проведенные сравнения показывают, что у особей земляники лесной, пересаженных из разных фитоценозов, были отмечены следующие классы развития: нормальное и ускоренное. За нормальное развитие принимали последовательную смену одного онтогенетического состояния на другое; за ускоренное – пропускали онтогенетических состояний.

Так, например, наибольший процент нормального развития отмечен для растений из популяционного локуса 2 (85,4%), наименьший процент данного класса развития (67,6%) принадлежит особям из популяционного локуса 1 (рис. 2), промежуточное положение по этому темпу развития занимают растения из популяционного локуса 3 (75,0%).

Анализ материала показал, что 32,4% особей популяционного локуса 1 развивались с пропуском какого-либо онтогенетического состояния. Таким же образом 25% растений развивались из популяционного локуса 3 и 14,6% – из популяционного локуса 2, пропуская старое генеративное состояние (рис. 2).

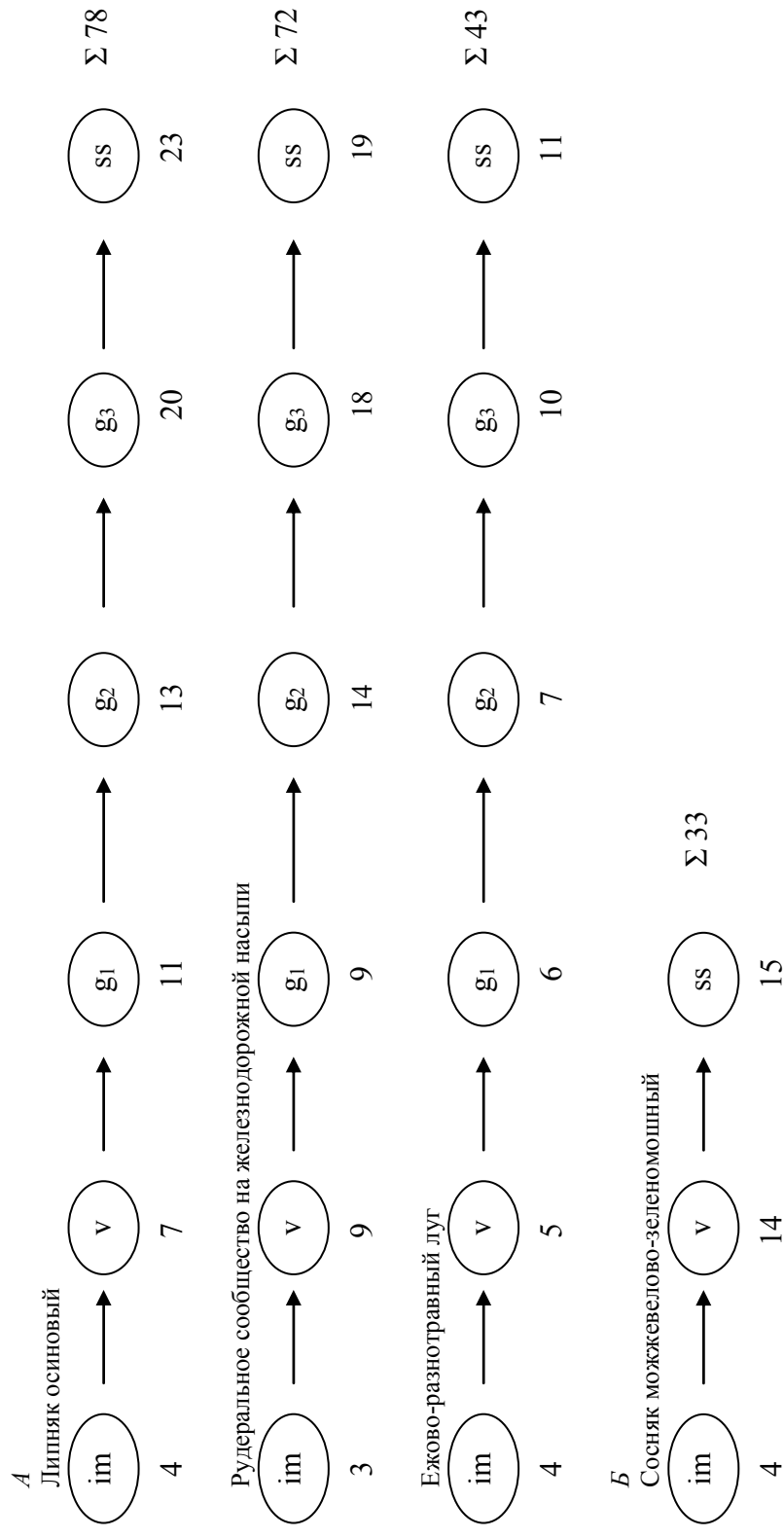


Рис. 1. Модальный ход различных этапов онтогенеза *F. vesca*: *A* – неполный онтогенез; *B* – сокращенный онтогенез. Цифрами под индексами онтогенетических состояний указана мода (от 3 до 23 лет) условного возраста особей

Распределение особей *F. vesca* разных онтогенетических состояний в изученных сообществах по классам развития

Фитоценоз	Онтогенетические состояния	Σ особей	%	Класс развития		
				ускоренное	нормальное	замедленное
				%	%	%
Липняк осиновый	im	21	100	14,3	33,4	52,3
	v	21	100	9,5	19,1	71,4
	g ₁	21	100	28,6	23,8	47,6
	g ₂	20	100	25,0	15,0	60,0
	g ₃	20	100	70,0	20,0	10,0
	ss	22	100	9,1	13,7	77,2
	Σ	125	100	25,6	20,8	53,6
Рудеральное сообщество на зарастающей насыпи железнодорожного полотна	im	22	100	4,6	31,8	63,6
	v	21	100	23,8	28,6	47,6
	g ₁	20	100	45,0	25,0	30,0
	g ₂	23	100	26,1	13,0	60,9
	g ₃	20	100	35,0	20,0	45,0
	ss	12	100	50,0	41,7	8,3
	Σ	118	100	28,8	25,4	45,8
Ежово-разнотравный луг	im	20	100	50,0	45,0	5,0
	v	20	100	5,0	40,0	55,0
	g ₁	20	100	35,0	30,0	35,0
	g ₂	21	100	19,3	38,3	42,4
	g ₃	10	100	30,0	20,0	50,0
	ss	20	100	35,0	25,0	40,0
	Σ	111	100	28,8	34,2	37,0
Сосняк можжевельно-зеленомошный	im	23	100	13,1	30,4	56,5
	v	20	100	70,0	20,0	10,0
	ss	21	100	14,2	19,1	66,7
	Σ	64	100	31,3	23,4	45,3

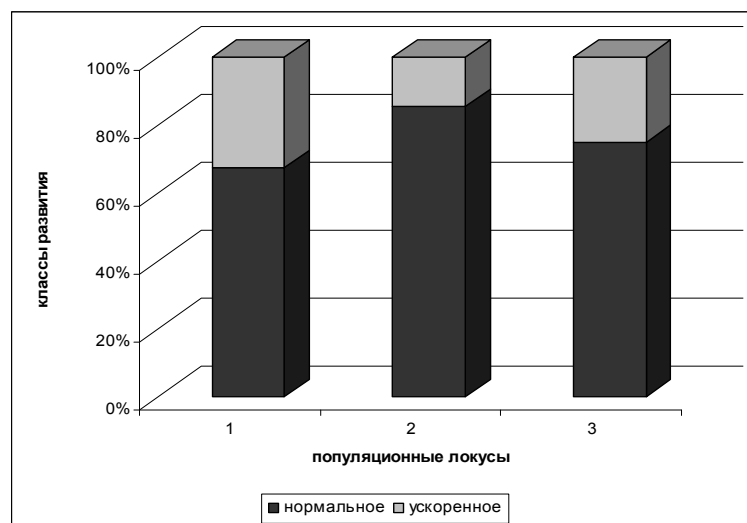


Рис. 2. Распределение особей *F. vesca* с экспериментального участка по классам темпов развития: 1 – особи *F. vesca*, пересаженные из липняка осинового; 2 – из сосняка можжевельно-зеленомошного; 3 – из рудерального сообщества на железнодорожной насыпи

В табл. 2 показано многообразие путей онтогенеза особей земляники лесной по биологическому возрасту. Частота встречаемости разных вариантов у пересаженных особей различна: нормальными темпами развилось от 2,9 до 44,2% особей; ускоренными – от 2,9 до 25% особей. Отмечены варианты, когда особи на протяжении всего срока наблюдений находились в одном онтогенетическом состоянии, что является нормой для многолетних растений, к которым относится *F. vesca*. Например, 53% особей из популяционного локуса 1 на последний момент наблюдения остались в том же онтогенетическом состоянии, что при пересадке (v, g₁, g₂), из популяционного локуса 2 остались в виргиниль-

ном онтогенетическом состоянии 32,4% растений, а из популяционного локуса 3 были в виргинильном и молодом генеративном состоянии 50% особей (табл. 2).

Таким образом, результаты исследований в природе и на экспериментальном участке показали, что в ценопопуляциях и популяционных локусах особи *F. vesca* различаются по темпам развития, т.е. четко выражена динамическая или временная поливариантность онтогенеза. Полученный материал показал, что условный возраст позволяет определить сроки пребывания особи в каждом онтогенетическом состоянии, а также установить, за какой период времени особь проходит полный онтогенез.

Варианты онтогенеза особей *F. vesca* в посадках

Класс развития	№ популяционного локуса	Варианты онтогенеза	Встречаемость, %
Нормальное	1	im-v-v	2,9
		v-v-v	5,9
		v-g ₁ -g ₁	5,9
		g ₁ -g ₁ -g ₁	2,9
		g ₁ -g ₂ -g ₂	2,9
		g ₂ -g ₂ -g ₂	44,2
		g ₃ -g ₃ -ss	2,9
	2	v-v-v	32,4
		v-v-g ₁	14,7
		v-g ₁ -g ₁	38,3
Ускоренное	1	v-v-v	18,8
		v-g ₁ -g ₁	25
		g ₂ -g ₂ -g ₂	31,2
		v-g ₂ -g ₂	17,8
	2	v-v-ss	2,9
		g ₂ -g ₂ -ss	8,8
		v-g ₂ -ss	2,9
		v-v-ss	2,9
	3	v-g ₂ -g ₂	8,8
		v-g ₁ -ss	2,9
		v-g ₂ -g ₂	25

Это служит реальным доказательством того, что условный и онтогенетический возраст – это разные понятия. Подсчет условного возраста у особей этого вида на разных этапах онтогенеза в различных фитоценологических и экологических условиях подтвердил существование в ценопопуляции классов нормального, ускоренного и замедленного развития растений для каждой онтогенетической группы. Изученный материал свидетельствует о том, что к исследо-

ванию динамической поливариантности можно подойти, используя не только биологический, но и условный возраст, что дает более полную картину темпов развития растений земляники лесной. Разнообразие длительности жизни особей определяет временную гетерогенность популяций, а лабильность этого признака служит механизмом адаптации к меняющейся среде обитания и поддерживает внутривидовое биоразнообразие растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
2. Жукова Л.А. Поливариантность луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 104–114.
3. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 224 с.
4. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 4. С. 450–461.
5. Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биологические науки. 1991. № 8. С. 51–66.
6. Паленова М.М. Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1993. 241 с.
7. Ившин Н.В. Исследование природных популяций подвидов *Plantago major* L. ssp. *major* и ssp. *pleiosperma* Pilgen.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1999. 23 с.
8. Османова Г.О. Структура и динамика ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. в Республике Марий Эл: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2000. 21 с.
9. Работнов Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа // Ботанический журнал. 1945. Т. 30, № 4. С. 167–177.
10. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 77–204.
11. Harper J.L. Population biology of plants. L.: Acad. Press, 1977. 892 p.
12. Silvertown J.W. Introduction to plant ecology. N.Y., 1982. 209 p.
13. Смирнова О.В. Жизненный цикл пролески сибирской (*Scilla sibirica* Andr.): Науч. докл. высш. шк. // Биологические науки. 1967. № 9. С. 76–84.
14. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1952. 391 с.
15. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
16. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
17. Жукова Л.А. Теоретические подходы к изучению поливариантности развития биосистем // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Йошкар-Ола, 2006. С. 7–43.
18. Шивцова И.В. Эколого-морфологические особенности особей и организация популяций *Fragaria vesca* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 23 с.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 18 ноября 2008 г.