

УДК 582.711.71

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ЗЕМЛЯНИКИ ЛЕСНОЙ (*FRAGARIA VESCA* L.) КАК МЕХАНИЗМ УСТОЙЧИВОГО СУЩЕСТВОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

С.А. Дубровная, Н.В. Глотов

На территории заповедника в экологически различных местообитаниях у земляники лесной была выявлена морфологическая изменчивость надземных и подземных вегетативных органов. В сосняке-брусничнике земляника лесная формирует длинные и тонкие корневища, которые можно рассматривать как промежуточную структуру между подземными столонами и гипогеегенными корневищами. На вырубке елово-липового черничника у земляники наряду с типичными однорозеточными растениями формируются много-розеточные растения, которые способны одновременно развивать большое количество морфологически равноценных побегов возобновления - розеток (до 12 розеток). Много-розеточные растения представляют собой пример максимальной специализации особей земляники, направленной на выполнение основных биологических функций – выживания и размножения. Статистически доказано, что много-розеточные растения образуют больше побегов вегетативного размножения и генеративных побегов, что позволяет им в очень короткий промежуток времени увеличить вклад своего генотипа в генофонд популяции. Кроме того, смертность много-розеточных растений значительно ниже, чем однорозеточных растений аналогичных возрастных состояний. Это связано с образованием качественно новых структур – мощных корневищ с хорошо развитой запасающей паренхимой, что способствует формированию важного адаптационного механизма – возможности перехода растений в состояние покоя при неблагоприятных условиях в течение вегетационного периода.

Морфологическая изменчивость особей земляники лесной, являясь проявлением адаптивной пластичности вида в своеобразных почвенно-фитоценологических условиях, обеспечивает устойчивое существование вида в естественных сообществах.

Необходимым условием, обеспечивающим видам успешное выживание и процветание в составе сообщества, является генотипическая изменчивость, благодаря которой в природе отмечается значительная пластичность морфологических органов, что способствует формированию иного габитуса, который в условиях, не совсем типичных для жизни и существования данного вида, может быть более адаптивным. В отдельных случаях это приводит к становлению новой жизненной формы, изменению и перестройке популяционной структуры вида. Поэтому изучение морфологической изменчивости особей одного и того же вида, произрастающих в контрастных местообитаниях, способствует наиболее полному выявлению экологической амплитуды и величины эколого-морфологической реакции растений, а потому представляет как бы подведение итогов природного эксперимента [8]. Такие работы позволяют понять и этапы эволюции жизненных форм, и выявляют механизмы,

обеспечивающие адаптацию вида к постоянно меняющимся условиям среды.

По мнению ряда исследователей, природные популяции земляники лесной отличаются морфологическим сходством, так как отбор в природе постоянно сохраняет один тип растений, сходный по морфологии и характеру развития [1, 2, 4, 11]. Однако, не вызывает сомнения, что за фенотипическим однообразием природных популяций земляники скрывается ее огромное генотипическое разнообразие, которое и способствует проявлению морфологической изменчивости.

В ходе работы была поставлена цель выявить фенотипическую изменчивость и изучить особенности морфо-физиологической адаптации особей земляники лесной в экологически контрастных местообитаниях.

1. Методика работы

1.1. Характеристика местообитаний земляники лесной

На территории заповедника были выбраны четыре местообитания, различающиеся по характеру освещенности, нарушенности травяно-кустарничкового яруса, почвенным характеристикам:

1. Вырубка 1990 г. в ельнике-черничнике, с примесью сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth.), липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.), осины (*Populus tremula* L.) (в дальнейшем - Вырубка), площадь около 1,7 га. Лес был вывезен, пни не выкорчевывались. С трех сторон Вырубка окружена лесом сходного типа, с четвертой небольшой участок леса ограждает ее от сенокосного луга, находящегося в заповедном режиме. В 1993 г. на Вырубке с использованием техники производили посадку ели европейской (*Picea abies* L.). На момент исследований в 1996–2000 гг. имело место зарастание Вырубки подростом древесных видов: *T. cordata*, *B. pendula*, кленом платановидным (*Acer platanoides* L.), ивой пятичичиной (*Salix pentandra* L.), что способствовало возникновению значительной гетерогенности условий освещенности и растительного покрова. Под пологом подроста, где освещенность не превышает 5-10% от полного освещения, сохранилось большое число лесных видов - копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), медуница неясная (*Pulmonaria obscura* Dum.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), осока пальчатая (*Carex digitata* L.). На открытых площадках - в условиях повышенной освещенности - встречается довольно большое количество рудеральных видов - чистотел большой (*Chelidonium majus* L.), иван-чай узколистый (*Chamaerion*

angustifolium (L.) Scop.), пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.), золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.), марь белая (*Chenopodium album* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Web. ex Wigg.), осот полевой (*Sonchus arvensis* L.).

При закладке трансекты выбирали относительно однородный участок по освещенности и характеру травяно-кустарничкового яруса. Трансекту ориентировали с востока на запад. Основная часть ее хорошо освещается на протяжении всего светового дня. Отдельные площадки трансекты незначительно притеняются разросшимся подростом, произрастающим в непосредственной близости от трансекты. Краевые площадки, располагаясь под кроной кустарников возобновляющихся видов, находятся в условиях худшего режима освещения. На большей части трансекты почва обнажена, подстилка практически отсутствует.

Для характеристики местообитаний изучаемых ценопопуляций проводились геоботанические описания [9], которые в последующем были обработаны по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова [12] для лесных сообществ (компьютерная программа Ecoscale), данные приведены в табл. 1.

Таблица 1

Экологическая характеристика местообитаний

Экологические шкалы	Диапазон шкалы				
	По шкале Д.Н. Цыганова	% от общей шкалы	Вырубка	Просека	Сосняк
Увлажнения почв (Hd)	7-15	34,8	11,3-11,8	12,8-13,5	11,3-11,9
Богатства почв азотом (Nt)	5-9	36,4	7,2-7,8	5,4-6,1	4,9-5,5
Солевого режима (Tr)	1-9	42,1	6,5-7,3	4,9-5,5	5,1-6,2
Кислотности почв (Rc)	1-11	76,9	5,0-5,5	5,3-6,2	5,3-5,9
Переменности увлажнения (fH)	5-9	36,4	-	6,7-7,8	5,2-6,0
Освещенности - затенения (Lc)	1-8	88,9	2,5-2,8	4,4-6,1	4,8-5,3

Анализ геоботанических описаний показал, что для Вырубки характерны богатые, довольно обеспеченные азотом, кислые почвы. Наличие в геоботанических описаниях рудеральных видов на Вырубке не позволило провести оценку местообитания по шкале переменности увлажнения экологических шкал Цыганова; использовать шкалы Раменского для луговых сообществ также не удалось из-за отсутствия типичных луговых видов.

2. Насыпь железнодорожного полотна (Насыпь). Участок насыпи, где заложена трансекта, расположен в пойме реки Большая Кокшага.

Эксплуатация железной дороги прекращена более 10 лет назад. В связи с этим рубка возобновляющихся видов вдоль железнодорожного полотна не проводилась. Среди древесных видов преобладает береза повислая, сосна обыкновенная, ива пятитычинковая, значительно увеличилось проективное покрытие малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.), ежевики (*Rubus caesius* L.). Разрослись на железнодорожном полотне и травянистые растения – иван-чай узколистный, костяника каменистая (*Rubus saxatilis* L.), вейник наземный (*Calamagrostis epigeio* (L.) Roth.), золотарник обыкновенный. Заращение транsekты травянистыми растениями с 1996-1998 гг. происходило медленно, разросшийся подрост в непосредственной близости от транsekты практически не затенял ее, поэтому здесь земляника росла в условиях фоновой освещенности. Отличительной особенностью данного участка железнодорожного полотна является характер субстрата: земляника произрастает среди крупного щебня. Между камнями, в нижерасположенных слоях, происходит накопление пыли, мелкозема, органических остатков, где и отмечается интенсивное ветвление придаточных корней. Поскольку земляника является здесь практически единственным представителем рудерального сообщества, геоботанические описания не проводились.

3. Просека в сосново-березовом насаждении, образование которого производилось после пожара 1921 г. (Просека). В 1991 г. при прокладке лесной дороги на небольшом участке просеки, длиной около 20 м был снят почвенный слой (место заложения транsekты), и заселение *F. vesca* и других лесных видов осуществлялось на песчаный субстрат. Заращение транsekты происходит довольно быстро. За три года значительно увеличилось проективное покрытие иван-чая, вейника наземного, вероники лекарственной (*Veronica officinalis* L.), фиалки удивительной (*Viola mirabilis* L.), кислицы обыкновенной (*Oxalis acetosella* L.). Происходит активное внедрение на транsekту малины обыкновенной и костяники каменистой.

Анализ геоботанических описаний показал, что данное местообитание характеризуется небогатыми, бедными азотом, кислыми почвами, умеренным переменным увлажнением (табл. 1).

4. Сосняк-брусничник (Сосняк). Сосняк 75-летнего возраста представляет собой искусственные посадки после пожара 1921 г., где 80% приходится на сосну обыкновенную, 15% - на дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), 5% - на березу повислую. Больше разнообразие наблюдается в подлеске - можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) - 60%, *Q. robur* - 15%, крушина ломкая (*Frangula alnus* Mill.) - 10%, рябина обыкновенная - (*Sorbus aucuparia* L.) - 10%, ель европейская - 5%. На

основании выделенных доминантов травяного яруса (вейник наземный, ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) - данную ассоциацию можно обозначить как вейниково-ландышево-брусничную.

Участок расположен на надпойменной террасе реки Большая Кокшага. Участок неровный, встречаются микроповышения и микропонижения. Почвы супесчаные. Увлажнение за счет атмосферных осадков. Анализ геоботанических описаний с помощью экологических шкал Д.Н. Цыганова [12] показал, что данный участок характеризуется небогатыми кислыми почвами с небольшим содержанием азота, слабым переменным увлажнением (табл. 1).

Для более подробной характеристики местообитаний во всех ценопопуляциях в 1997 г. была измерена освещенность с помощью люксметра. В каждом местообитании было сделано 150 замеров, по 5 на каждой площадке - 4 по углам и 1 в центре. Работа проводилась в ясный день в полуденные часы (12-13 часов). Прибор располагали горизонтально, на высоте 10-15 см над поверхностью почвы, что соответствовало высоте растений земляники. Фоновая освещенность на момент измерения 15 июля (12 часов) была равна 220×10^2 люкс. На Насыпи земляника лесная растет в условиях полной освещенности. На Вырубке средняя освещенность около $72,5 \times 10^2$ люкс (рис. 1, табл. 2), вариабельность довольно велика от 6×10^2 до 220×10^2 . На Просеке средняя освещенность 28×10^2 люкс, изменчивость значительно ниже - от 2×10^2 до 110×10^2 .

Средняя освещенность в Сосняке мала - $16,8 \times 10^2$ люкс, однако диапазон изменчивости признака довольно велик - 4×10^2 - 170×10^2 люкс. Более 73% всех замеров приходится на класс $0-20 \times 10^2$, 14% на класс 21×10^2 - 40×10^2 . Число замеров, приходящиеся на остальные классы, значительно ниже.

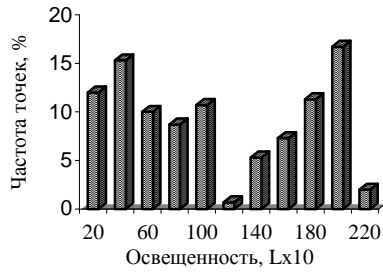
Таблица 2

Характеристика освещенности в разных местообитаниях, lg, L

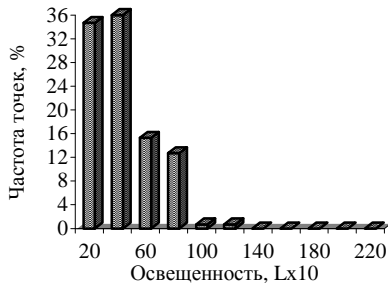
Местообитание	L	$ln L$			
	Среднее $\times 10^2$	Среднее	Дисперсия	Дисперсия для точек на расстоянии	
				10 см	35-50 см
Вырубка	72,5	4,283	0,9174	0,4399	0,3691
Просека	28,0	3,331	0,4004	0,2147	0,2866
Сосняк	16,8	2,819	0,6342	0,4401	0,3334

Освещенность на трансекте во всех местообитаниях значительно варьирует и носит характер мелкодисперсионной системы. Дисперсия для точек на расстоянии 10 см даже несколько больше, чем для точек, на расстоянии 35-50 см (табл. 2), что дает возможность предположить,

а) Вырубка



б) Просека



в) Сосняк

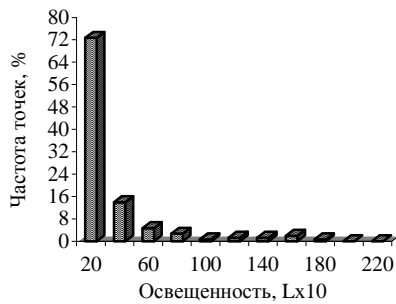


Рис. 1. Распределение освещенности в разных местообитаниях (июль, 1997 г.).

что освещенность на уровне земляники определяется не только деревьями первого яруса, но и другими, более высокими представителями травяно-кустарничкового яруса. В июле 1998 г. также было проведено измерение освещенности во всех местообитаниях, в тех же самых точках. Измерения в 1998 г. довольно высоко коррелируют с измерениями, проведенными в 1997 г. ($r_s=0,496$; $P<0,001$).

1.2. Методика исследований

Методика изучения морфометрических признаков

Изучение возрастной структуры ценопопуляции, динамики численности, изменчивость морфологических вегетативных органов проводились на постоянных трансектах размером $15 \times 0,5$ м. Трансекта представляла собой 30 последовательно расположенных площадок размером $0,5 \times 0,5$ м. На Насыпи трансекта состояла всего из 12 последовательных площадок размером $0,5 \times 0,5$, что определялось незначительной площадью распространения земляники на данном участке. Вдоль трансекты через каждые 0,5 м вбивали деревянные колышки, для разграничения последовательных площадок друг от друга. На железнодорожной насыпи в углы площадок вставляли металлические штыри. Все растения на трансектах маркировались. В качестве маркеров использовали пластмассовые прямоугольные пластинки с номерами. Маркеры свободно привязывали к розеточному побегу при помощи тонкой лески. Нахождение маркеров в разные сезоны затруднения не вызывало.

Количественные признаки учитывали у маркированных растений на трансекте и у 20-30 растений каждого возрастного состояния, выкопанных в изучаемых сообществах на расстоянии не далее 2 м от трансекты. Измерения проводились в конце июня - начале июля, когда листья весенне-летней генерации имели окончательно сформированную листовую пластинку. У всех растений учитывали следующие признаки: число листьев; длину черешка, которая соответствует высоте растения; площадь среднего листочка; количество генеративных побегов; количество цветков на них. В подземной сфере измеряли длину корневища, ширину его проксимального и дистального участка. У многорозеточных растений на Вырубке в 1997 и 1998 гг. учитывали число побегов возобновления и отдельно для каждого их них производили подсчет числа надземных столонов, рамет на растении, число генеративных побегов. Измерение длины черешка, площади среднего листочка было проведено только для одного листа.

Статистические методы

В работе применялись следующие статистические методы: нахождение среднего и его ошибки; анализ таблиц сопряженности с помощью критерия χ^2 и разложения χ^2 на компоненты; оценка коэффициента ранговой корреляции Спирмена; однофакторный дисперсионный анализ, фиксированная модель I [3]; в работе использованы стандартные обозначения уровня значимости: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

2. Результаты

Помимо типичной, наиболее часто встречаемой в естественных сообществах биоморфы – короткокорневищных, однорозеточных растений с тройчатосложными листьями, были обнаружены модификации морфологической структуры земляники лесной. В отдельных случаях это связано с особенностью закладки и формирования почек на корневище, развитием и дальнейшим функционированием побегов возобновления.

У многолетних, поликарпических растений из почек возобновления на корневище ежегодно разворачивается один, реже два–три побега, образуя средневые надземные побеги [7], боковые почки при этом сохраняются. Иногда, наряду с верхушечным побегом, из близрасположенной боковой почки может развиваться еще один равноценный побег возобновления. Частота таких растений на Насыпи и Просеке небольшая. Значительно чаще в данных местообитаниях отмечались случаи, когда формирование полноценного побега из боковой почки происходило после гибели верхушечной почки. На Просеке и Насыпи такие средневозрастные генеративные растения встречаются с частотой 1-2%.

Максимальная выраженность этого процесса наблюдается у земляники лесной на Вырубке. Здесь, в условиях повышенной освещенности и достаточно обеспеченных почв азотом, на мощном корневище развивается большое количество побегов возобновления – розеток, каждая из которых, в свою очередь, способна к образованию генеративных побегов и побегов вегетативного размножения, что приводит к формированию иной биоморфы – многорозеточной структуры (рис. 2). В 1997 г. доля таких растений составила 37,7%, в 1998 г. - 43,9% от общего числа растений, способных формировать многорозеточную структуру (v, g₁, g₂, g₃, ss).

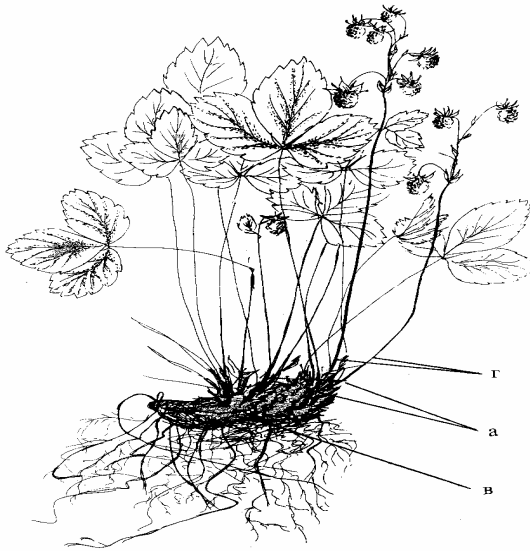


Рис. 2. Внешнее строение многорозеточного растения средневозрастного генеративного состояния: а) розеточные побеги; в) эпигеогенное корневище; г) генеративные побеги.

И однорозеточные, и многорозеточные растения произрастают на одной трансекте в непосредственной близости. На трансекте длиной 15 м отмечалось существенное варьирование частоты встречаемости многорозеточных растений. На отдельных участках доля многорозеточных растений достигала 70%. Статистический анализ показал, что многорозеточные растения распределены на последовательных площадках трансекты не случайно ($\chi^2=50,937$; $v=25$; $P>0,005$), их встречаемость в значительной степени определяется микроусловиями среды: встречаемость положительно коррелирует с освещенностью, измеренной при помощи люксметра, содержанием азота в почве и отрицательно скоррелирована с кислотностью и переменной увлажненностью почвы (табл. 3).

У *F. vesca* способность к образованию многорозеточной структуры наблюдается уже у растений виргинильного состояния, чей календарный возраст не превышал двух лет, но доля многорозеточных растений данного возрастного состояния незначительна. Такой же низкой была доля многорозеточных молодых генеративных растений. В 1997 г. их было 11,8%, в 1998 г. – 15,4% (табл. 4). Максимальен этот показатель у

Таблица 3

**Корреляция частоты многорозеточных растений на учетной площадке
с параметрами экологических шкал Д.Н. Цыганова**

Экологическая шкала	Коэффициент ранговой корреляции Спирмена
Переменности увлажнения	-0,50*
Солевого режима почвы	-0,03
Богатства почв азотом	0,54*
Кислотности почвы	-0,50*
Освещенности-затенения	-0,31
Освещенность (измерение люксметром)	0,57*

Таблица 4

Частота многорозеточных растений разных возрастных состояний (%)

Возрастное состояние	1997	1998
v; g ₁	11,8	15,4
g ₂ ; g ₃	75,6	80,7
ss	40,6	51,4

Примечание: Объединение возрастных групп проведено на основе отсутствия статистически значимых разниц по данному показателю.

средневозрастных и старых генеративных растений. Среди g₂ и g₃ более 75% растений в 1997, и 80% в 1998 г. были многорозеточными, среди субсенильных растений отмечается уменьшение доли многорозеточных растений.

Среди молодых особей (v; g₁) нередко наблюдались растения, у которых формирование многорозеточной структуры наступало после гибели верхушечной почки. При этом на материнском розеточном побеге (n+1) из пазушных почек начинает развиваться сразу несколько розеточных побегов более высоких порядков (n+2), на которых в свою очередь также наблюдается образование равноценных розеточных побегов (n+3). У земляники лесной с увеличением календарного возраста, сопровождающегося переходом растений в более взрослое возрастное состояние, происходит увеличение количества побегов возобновления – розеток. Виргинильные и молодые генеративные растения состоят из двух, очень редко четырех розеток. Число розеток у средневозрастных генеративных растений существенно увеличивается. В 1997 г. около 66% растений имело четыре розетки, более 13% – 5 розеток, у единичных особей встречалось 12 розеток (рис. 3). И это значительно больше, чем у растений других возрастных групп. У более старых растений (g₃; ss) количество розеток сокращается до четырех. В 1998 г. данная тенденция сохранилась. Таким образом, в ходе индивидуального развития растений можно отметить следующие изменения в морфологической

структуре особей земляники лесной: от виргинильных растений к средневозрастным генеративным растениям отмечается увеличение как частоты многорозеточных растений, так и увеличение числа розеток на растении. У старых генеративных растений отмечается снижение интенсивности данного процесса. Если доля многорозеточных растений остается достаточно высокой, такой же, как и у g_2 растений, то количество розеток падает и соответствует растениям субсенильного возрастного состояния.

Наблюдения за маркированными растениями показали, что более 17% однорозеточных растений через год могут перейти в многорозеточную форму, причем статистически значимых различий между растениями разных возрастных групп выявлено не было. Имеет место и обратный переход, из многорозеточных растений в однорозеточные, что, вероятно, связано и с ухудшением жизненного состояния особей, и гибелью отдельных розеток в зимний период, и периодичностью развития боковых побегов. Частота таких растений составила менее 8%. Разницы между растениями различных возрастных групп также выявлено не было.

Эффект многорозеточности не сводится к механическому увеличению числа розеток, что способствовало бы только накоплению надземной биомассы. Образование многорозеточных растений – это важный биологический процесс, который связан с аккумуляцией

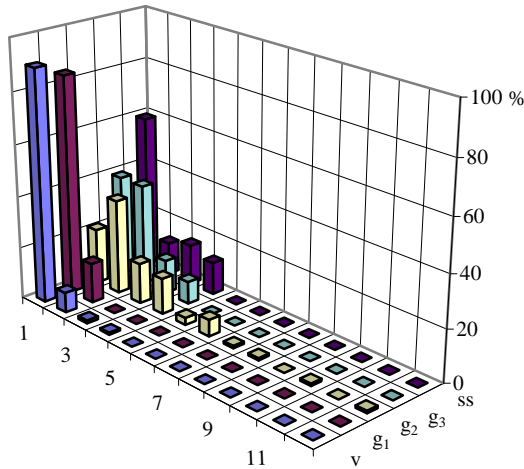


Рис. 3. Распределение растений *F. vesca* по числу розеток в 1997 г.

энергии и перераспределением пластических веществ между подземными и надземными вегетативными органами и не всегда в пользу последних. Многорозеточность не обеспечивает всем розеткам равных условий развития, что наглядно видно, если в качестве единицы измерения рассмотреть розетку. Тогда для однорозеточных растений одна розетка будет соответствовать самостоятельной особи, для многорозеточных растений розетка – это всего лишь часть целого организма. По некоторым показателям отдельная розетка однорозеточного растения превосходит розетку многорозеточного. Так, высота растений и площадь листочка у многорозеточных растений выше, чем у однорозеточных растений того же возрастного состояния (табл. 5). Однако, показатель число листьев в розетке у v , g_2 , ss однорозеточных растений больше, чем у многорозеточных розеток тех же возрастных состояний, причем у g_2 , ss растений отличия статистически значимы (табл. 5).

Таблица 5

**Сравнение морфометрических характеристик
однорозеточных (ОР) и многорозеточных (МР) растений**

Возрастное состояния (число измеренных растений ОР/МР)	Признак	Параметры	ОР	МР
v (50/6)	Число листьев (lg)	Среднее	0,415	0,385
		Дисперсия, $\times 10^4$	97,49	112,27
	Высота растения	Среднее	7,87	8,75
		Дисперсия	3,666	5,883
	Площадь листочка (lg)	Среднее	0,922	0,989
		Дисперсия, $\times 10^3$	41,44	30,00
g_1 (39/12)	Число листьев (lg)	Среднее	0,399	0,431
		Дисперсия, $\times 10^4$	78,30	78,93
	Высота растения	Среднее	8,19	9,36 *
		Дисперсия	3,488	1,554
	Площадь листочка (lg)	Среднее	0,925	1,071 *
		Дисперсия, $\times 10^3$	32,00	10,14 *
g_2 (16/61)	Число листьев (lg)	Среднее	0,464	0,450
		Дисперсия, $\times 10^4$	43,97	102,92 *
	Высота растения	Среднее	9,71	10,37
		Дисперсия	5,688	4,875
	Площадь листочка (lg)	Среднее	1,042	1,115
		Дисперсия, $\times 10^3$	19,96	18,46
ss (9/9)	Число листьев (lg)	Среднее	0,365	0,315 *
		Дисперсия, $\times 10^4$	78,93	23,57
	Высота растения	Среднее	4,32	7,21 *
		Дисперсия	1,979	7,091
	Площадь листочка (lg)	Среднее	0,403	0,697 *
		Дисперсия, $\times 10^3$	88,35	25,28

Далеко не все розетки многорозеточных растений формируют надземные столоны. Среди v , g_1 , g_3 многорозеточных растений только 22% розеток от их общего числа образовывали побеги вегетативного размножения, у однорозеточных растений тех же возрастных состояний этот показатель был вдвое ниже. Здесь около 10% розеток образовывали побеги вегетативного размножения. Причем по данному признаку между v , g_1 , g_3 растениями в пределах конкретной биоморфологической группы статистически значимой разницы не выявлено, в то время как между растениями тех же возрастных состояний, но различных биоморфологических групп она значительна ($\chi^2=7,38$; $v=1$; $P<0,01$). В рамках отдельно взятой биоморфологической группы этот показатель всегда был ниже у v , g_1 , g_3 , чем у средневозрастных генеративных растений (однорозеточные g_2 против всех остальных – $\chi^2=5,37$; $v=1$; $P<0,05$; многорозеточные g_2 против всех остальных – $\chi^2=8,35$; $v=3$; $P<0,05$). При сравнении многорозеточных и однорозеточных g_2 растений по тому же признаку – частота розеток, образующих «усы», – разница статистически значима ($\chi^2=5,01$; $v=1$; $P<0,05$).

Таким образом, значительно чаще «усы» образуются у средневозрастных генеративных растений. Так, во все годы наблюдения, среди однорозеточных g_2 растений «усы» образовывали только 22% розеток, среди многорозеточных g_2 растений этот показатель был вдвое больше – 47,7%.

При сравнении количества «усов», образуемых на одну розетку, наименьший показатель был у средневозрастных генеративных многорозеточных растений – 1,08, что существенно отличает их от растений остальных возрастных и биоморфологических групп, у которых этот показатель не отличался (при сравнении g_2 многорозеточных против всех остальных $\chi^2=18,416$; $v=3$; $P<0,001$: $\chi^2=17,793$; $v=1$; $P<0,001$; $\chi^2_{\text{гетер}}=0,623$; $v=2$; $P>0,1$) и составил 1,4.

Еще больше отличаются однорозеточные и многорозеточные растениями при сравнении их генеративных структур. Отдельная розетка однорозеточных растений (самостоятельная особь) значительно чаще приступает к цветению и образует генеративные побеги (табл. 6), чем розетка многорозеточного растения. Так, среди однорозеточных g_1 растений только 6% розеток не образовывали генеративные побеги. Среди розеток g_1 многорозеточных растений этот показатель увеличивается до 50%. Среди g_2 растений 17,4% однорозеточных и 39,0% многорозеточных не образовывали генеративные побеги в расчете на одну розетку. Во всех возрастных группах при сравнении однорозеточных растений с

многорозеточными различия статистически значимы ($g_1 - \chi^2=20,28$; $v=1$; $P<0,001$; $g_2 - \chi^2=4,255$; $v=1$; $P<0,05$; $g_3 - \chi^2=5,752$; $v=1$; $P<0,025$).

При сравнении однорозеточных и многорозеточных растений в 1998 г. по данному показателю статистически значимые различия были выявлены только для g_2 растений ($\chi^2=6,364$; $v=2$; $P<0,025$).

Таблица 6

Частота розеток, временно не образующих генеративные побеги (%)

Год	Биоморфа	Возрастное состояние		
		g_1	g_2	g_3
1997	Однорозеточные	6,0	17,4	11,1
	Многорозеточные	50,0	39,0	56,3
1998	Однорозеточные	33,8	20,0	–
	Многорозеточные	54,8	48,1	63,0

Аналогичные результаты были получены при сравнении однорозеточных и многорозеточных растений по показателю число ягод на розетку. Ягода – широко распространенный термин, используется и нами, хотя, более корректно называть плод земляники флага – многоорешек на сочном цветоносе. У однорозеточных растений число ягод в расчете на одну розетку всегда больше, чем у многорозеточных растений того же возрастного состояния (табл. 7).

Таблица 7

Среднее число ягод на розетку

Год	Биоморфа	Возрастное состояние		
		g_1	g_2	g_3
1997	Однорозеточные	1,29	2,56	–
	Многорозеточные	0,75	1,98	0,71
1998	Однорозеточные	0,98	2,45	–
	Многорозеточные	0,71	1,37	0,44

Примечание: статистический анализ.

1. При сравнении g_1 однорозеточных и многорозеточных растений разница статистически значима в 1997 г. ($\chi^2=10,699$; $v=3$; $P<0,025$; в 1998 г. $\chi^2=7,6956$; $v=2$; $P<0,025$).
2. При сравнении g_2 однорозеточных и многорозеточных растений разница статистически значима в 1997 г. ($\chi^2=67,987$; $v=36$; $P<0,001$; в 1998 г. – $\chi^2=11,364$; $v=5$; $P<0,05$).
3. Число ягод на растении у многорозеточных g_3 растений в 1997 и 1998 гг. было меньше чем многорозеточных g_2 растений (1997 г. – $\chi^2=16,522$; $v=5$; $P<0,01$; 1998 г. – $\chi^2=13,670$; $v=5$; $P<0,025$).

Конечно, если мы умножим количество листьев в розетке на количество розеток многорозеточных растений, а также количество «усов» и ягод в розетке на количество розеток, то для многорозеточных растений получим более высокие показатели, свойственные подобным растениям. Но, как мы уже отмечали, у многорозеточных растений, особенность их

биологии не сводится к простому суммированию розеток. У таких растений отмечается образование качественно новых структур – мощных корневищ, с хорошо развитой запасающей паренхимой, что и позволяет говорить об особой биоморфологической группе. Именно мощные корневища, формирование которых стимулировано одновременным развитием большого количества побегов возобновления – розеток, обеспечивает максимальную специализацию вида, которая направлена на выполнение основных биологических функций – выживания и размножения.

Одним из существенных показателей, подтверждающих высокую адаптацию вида в данных условиях, является смертность особей. Было показано, что частота погибших многорозеточных растений в течение сезона значительно меньше, чем однорозеточных растений тех же возрастных состояний (табл. 8).

Таблица 8

Гибель растений за 1997 год (%)

Биоморфа	Возрастное состояние				
	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss
Однорозеточные	29,9	23,6	21,7	55,6	
Многорозеточные	7,7	0	8,2	7,1	53,1

Хорошей иллюстрацией выживаемости многорозеточных растений был жаркий и чрезвычайно сухой июль 1997 г. В течение месяца осадков практически не выпадало, и большая часть однорозеточных растений погибла. У многорозеточных растений также фиксировали полное засыхание и отмирание надземных органов. При восстановлении благоприятных условий – выпадении осадков, у многорозеточных растений, в отличие от однорозеточных, произошло формирование полноценных побегов возобновления из спящих почек, расположенных на корневище, что свидетельствует о сохранении целостности корневищ в чрезвычайно стрессовых условиях и наличие важного адаптационного механизма – перехода в состояние покоя.

Наши исследования показали, что формирование многорозеточных растений является ответной реакцией отдельных генотипов на существенные изменения внешних факторов. Т.С. Фадеева [10, 11], С.С. Ибрагимова и Н.П. Матина [5, 6] отмечали, что признак «число побегов в кусте», хотя и связан с условиями выращивания, генотипически строго детерминирован. Реализация этого признака происходит у разных линий специфично, на разных этапах онтогенеза. Перестройка организма приводит к изменению морфологической структуры надземных и подземных органов, системы размножения, в результате чего мы наблюдаем возникновение мощных, жизнеспособных особей, способных в ко-

роткий временной интервал реплицировать свой генетический материал за счет полового и бесполого размножения.

Так, в ходе работы были выявлены статистически значимые различия по показателю число ягод на растение среди разных возрастных и биоморфологических групп. Молодые генеративные однорозеточные и многорозеточные растения в 1997 г. образовывали в среднем одинаковое число ягод – 1,3 ($\chi^2=3,978$; $v=3$; $P>0,5$), максимальное количество не превышало 3 (рис. 4). Однако, это значительно меньше, чем у одно- или многорозеточных средневозрастных генеративных растений, которые между собой по данному показателю значимо различались ($\chi^2=81,1037$; $v=36$; $P<0,001$). Средневозрастные генеративные однорозеточные растения в среднем образовывали 2,6 ягоды на растении, хотя отдельные особи имели до 8 ягод. Значительно выше этот показатель у многорозеточных g_2 растений – 6,1. Причем здесь не наблюдается преобладания какого-либо класса. Относительно равное количество особей образует от 3 до 13 ягод на растении.

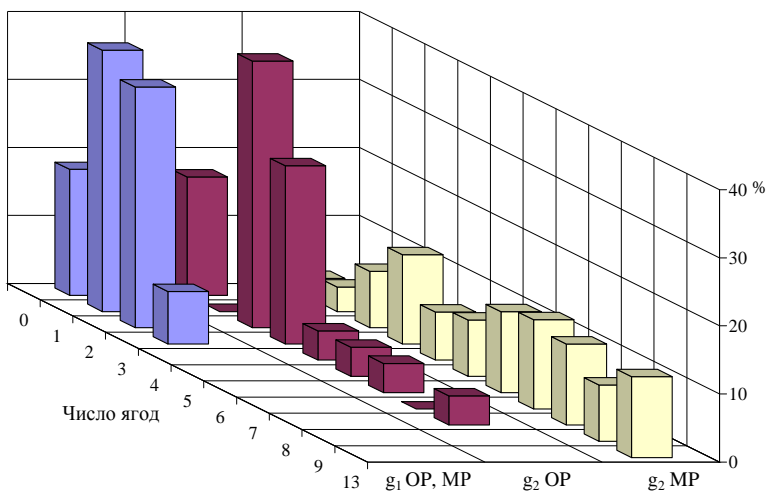


Рис. 4. Распределение числа ягод на растении в 1997 г. OP, MP.

Аналогичная картина наблюдалась в 1998 г. Выявленные статистически значимые отличия между возрастными классами и биоморфологическими группами сохраняются.

Среднее число ягод на растении

Биоморфа	Молодые генеративные растения (g_1)		Средневозрастные генеративные растения (g_2)	
	1997	1998	1997	1998
Однорозеточные	1,32	1,09	2,60	2,45
Многорозеточные			6,01	4,71

Примечание: статистический анализ.

1. В 1998 г., также как в 1997 г., при сравнении молодых генеративных однорозеточных и многорозеточных растений не было выявлено статистически значимых различий ($\chi^2=5,65$; $v=3$; $P>0,5$).

2. Сравнение средневозрастных генеративных многорозеточных и однорозеточных растений в 1998 г., также как и в 1997 г., выявило статистически значимые различия ($\chi^2=33,837$; $v=28$; $P<0,05$).

Показатель число ягод на растении складывается из показателя число ягод на генеративном побеге и показателя число генеративных побегов на растении. Если количество ягод на генеративном побеге у растений всех возрастных состояний и биоморфологических групп не отличалось и соответствовало 3,16 ($\chi^2=32,3451$; $v=30$; $P>0,5$), то по показателю число генеративных побегов на растении отмечались существенные различия. Однорозеточные молодые и средневозрастные генеративные растения не отличались по данному показателю – количество генеративных побегов на растении не превышало 0,9. Несколько больше был этот показатель у многорозеточных молодых генеративных растений – 1,0. Максимальное количество генеративных побегов в этих возрастных и биоморфологических группах не превышало 2. От всех возрастных и биоморфологических групп отличались многорозеточные средневозрастные генеративные растения ($P<0,001$), где на одном растении в среднем было 2,04 генеративных побега, у отдельных особей на одном растении образовывалось до 8 генеративных побегов (рис. 5).

Интенсивность вегетативного размножения у многорозеточных растений также была значительно выше, чем у однорозеточных растений аналогичных возрастных состояний. В пределах возрастных групп значительно выше была частота вегетативно размножающихся многорозеточных растений (табл. 10).

Другим, не менее важным показателем, характеризующим вегетативное размножение, является среднее число рамет, которое образует растение. Учитывая малый объем выборки, сравнивались только средневозрастные генеративные растений различных биоморфологических групп. Тенденция такова, что у многорозеточных растений во все годы рамет образуется больше (табл. 11).

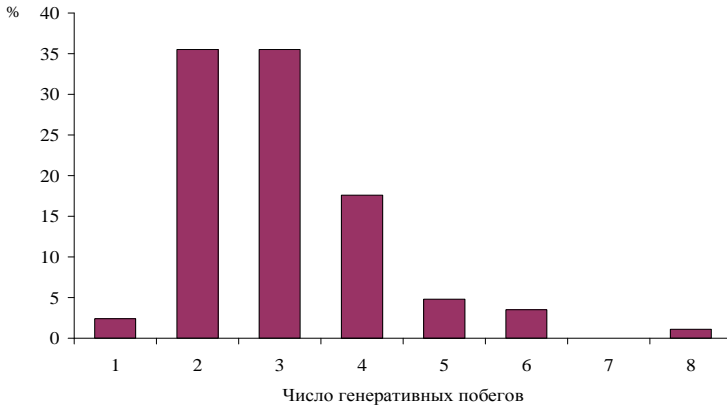


Рис. 5. Распределение числа генеративных побегов (%) у многорозеточных средневозрастных генеративных (g_2) растений.

Таблица 10

Частота однорозеточных и многорозеточных растений (%), принимающих участие в вегетативном размножении на Вырубке

Год	Биоморфа	Возрастное состояние			
		v	g_1	g_2	g_3
1997	Однорозеточные	7,7 (9/117)	7,3 (4/55)	21,7 (5/23)	0 (0/9)
	Многорозеточные	30,8 (4/13)	10,0 (1/10)	48,2 (41/85)	21,4 (3/14)
1998	Однорозеточные	6,8 (5/73)	5,1 (3/59)	20,0 (4/20)	0 (0/2)
	Многорозеточные	22,2 (2/9)	46,6 (7/15)	38,8 (31/80)	16,6 (2/12)

Примечание: Статистический анализ.

1. Частота многорозеточных g_2 растений, принимающих участие в вегетативном размножении в 1997 г., была значительно выше, чем частота v, g_1 и g_3 , которые между собой не различались ($\chi^2_{\text{гетер}}=8,35-7,32=1,03$; $v=3-1=2$; $P>0,1$).

2. Частота участия многорозеточных v g_1 g_3 , дающих розетки в 1997 г., была значительно выше, чем частота однорозеточных растений аналогичных возрастных состояний ($\chi^2=7,380$; $v=1$; $P<0,01$).

3. В 1997 г. частота многорозеточных g_2 растений, дающих раметы, была значительно выше, чем частота однорозеточных g_2 растений ($\chi^2=5,01$; $v=1$; $P<0,025$).

4. В 1998 г. частота многорозеточных растений всех возрастных состояний, дающих раметы, не различалась ($\chi^2=3,674$; $v=3$; $P>0,1$).

5. Частота растений, дающих раметы в 1998 г., среди многорозеточных растений была значительно выше однорозеточных ($\chi^2=33,387$; $v=1$; $P<0,001$).

Таблица 11

Число рамет на растении у средневозрастных генеративных особей

Год	Среднее число рамет	
	Однорозеточные	Многорозеточные
1997	3,1	4,0
1998	1,5	

При анализе распределения числа рамет по классам (рис. 6), можно отметить, что у однорозеточных g_2 растений максимальное количество рамет не превышало 4, в то время как у многорозеточных растений на одном растении может образовываться до 13 рамет.

Несмотря на то, что количество рамет, которое образуется за сезон у многорозеточных и однорозеточных растений существенно различалось, развитие молодых растений происходило одинаково ($\chi^2=5,05$; $\nu=5$; $P>0,5$). Около 30% молодых растений к осени достигало имматурного или виргинильного возрастного состояния, что существенно повышало их шанс на выживание в зимний период.

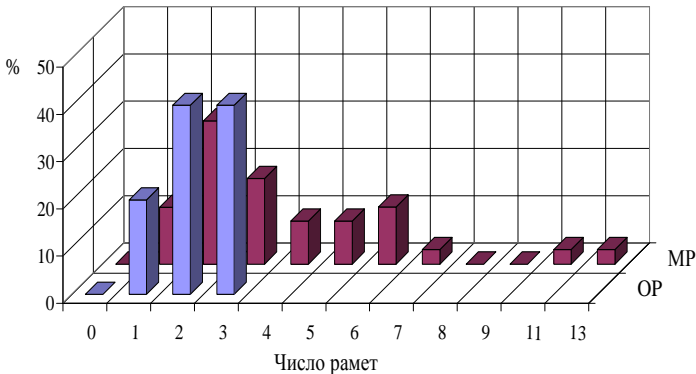


Рис. 6. Распределение числа рамет на растении у особей g_2 .

Таким образом, хотя розетки многорозеточного растения по отдельным морфометрическим показателям могут уступать розеткам однорозеточного растения, но в целом, многорозеточные растения, благодаря сложной интеграции морфологической структуры организма, являются более адаптированными биоморфологическими образованиями, формирование которых обусловлено непосредственным влиянием среды.

Другим, не менее ярким примером адаптации особей на организменном уровне к своеобразным почвенно-фитоценотическим условиям сосняка-брусничника (Сосняка), является образование длиннокорневищной жизненной формы (рис.7). Плагиотропные корневища вместе с системой светлых, тонких, нитевидных придаточных корней расположены на границе верхнего слоя почвы и мохового покрова, который подобно влажной камере предохраняет подземные органы от резких перепадов температуры и влажности. Адаптивное значение наличия достаточно длинного корневища (длина отдельных корневищ составляла 170 мм) с

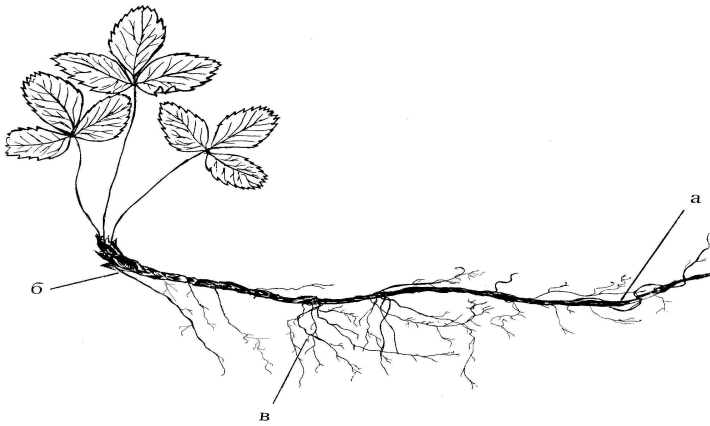


Рис. 7. Внешнее строение виргинильных растений в Сосняке: а) участок корневища с удлинёнными междоузлиями; б) участок корневища с укороченными междоузлиями; в) придаточные корни.

большим запасом спящих почек стало очевидным после наблюдения развития полноценных побегов возобновления из спящей почки, расположенной на дистальном участке корневища. Вынос подобного розеточного побега на поверхность почвы происходит при помощи удлинённых междоузлий (рис. 8).

У таких побегов, которые развиваются как побеги возобновления, но, в сущности, являются побегами вегетативного размножения, одновременно с развёртыванием листьев взрослой структуры происходит образование собственной корневой системы. Удлинённые междоузлия сохраняли жизнеспособность в течение 1-2 сезонов, что позволяет рассматривать их как промежуточную структуру между подземными столонами и гипогеемным корневищем. До 8% всех появившихся рамет в сосняке-брусничнике имеют подобное происхождение. Достаточно часто такие побеги появляются после гибели верхушечной почки. Образование подобных рамет является несколько выигрышным по сравнению с раментами, которые образовались из надземных столонов и у которых придаточные корни не всегда могут пробиться сквозь толщу мохового покрова.

Таким образом, у земляники лесной была выявлена значительная изменчивость подземных и надземных органов, что связано с конкретными условиями среды. Было показано, что модификационная пластич-

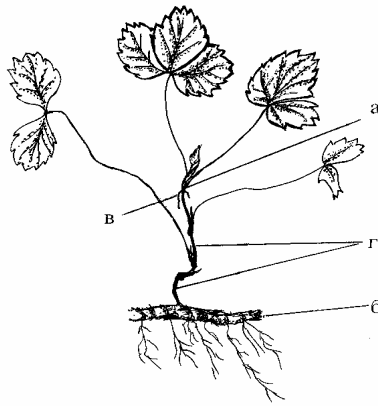


Рис.8. Образование подземного stolона у растений земляники лесной в Сосняке: а) розеточные побеги; б) участок материнского корневища; в) формирующая система придаточных корней; г) удлиненные междоузлия.

ность является важным адаптивным механизмом, способствующим сохранению и выживанию вида в различных местообитаниях.

Наши исследования позволяют предположить, что в процессе эволюционного развития короткокорневищные растения могли быть исходной формой для развития подземных органов, совмещающих в себе функцию запаса питательных веществ и способа перенесения неблагоприятных условий, например, клубней, а также исходной формой для образования длиннокорневищной жизненной формы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (06-04-49191а) и гранта МарГУ (задание Минобрнауки РФ).

Библиографический список

1. Долгатова С.М. Популяционная изменчивость морфологических элементов куста земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) // Ботан. и генет. ресурсы флоры Дагестана. – Махачкала, 1981. С. 42-45.
2. Долгатова С.М. Эколого-географическая изменчивость некоторых структурных элементов куста *Fragaria vesca* L. в Дагестане // Физиол. и популяц. экология. – Саратов, 1984. С. 90-92.
3. Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия. – Л.: Изд-во Ленинг. ун-та, 1982. 264 с.

4. Ибрагимова С.С. Генетика и фенетика признака типа роста у диплоидной земляники *Fragaria vesca* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ленингр. гос. ун-т. – Л., 1983. 16 с.
5. Ибрагимова С.С., Матина Н.П. Генетика и фенетика признака тип кущения растения диплоидной земляники *Fragaria vesca* L. // 5 съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров: Тез. докл. – М., 1987. Т.4. С. 158.
6. Ибрагимова С.С., Матина Н.П. Генетика признака «число побегов в кусте» у земляники (на примере *Fragaria vesca* L.) // Генетика хоз.-ценных признаков высш. растений. – Новосибирск, 1990. С. 21-32.
7. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. 392 с.
8. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. Т. 3. С. 164- 205.
9. Сукачев В.Н. Избранные работы: В 3 т. Т. 1. Основы лесной типологии и биогеоценологии. – Л.: Наука, 1972. 418 с.
10. Фадеева Т.С. Генетические особенности сортов-клонов и природных популяций земляники // Вестник Ленингр. ун-та. 1972. № 15. С. 123-129.
11. Фадеева Т.С. Генетика земляники. – Л.: ЛГУ, 1975. 184 с.
12. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. 197 с.

MORPHOLOGICAL PLASTICITY IN THE STRAWBERRY (*FRAGARIA VESCA* L.) AS A MECHANISM FOR A POPULATION STABLE DEVELOPMENT

S.A. Dubrovnyaya, N.V. Glotov

At the territory of the Reserve, in ecologically different habitats, the strawberry plants (*Fragaria vesca* L.) demonstrated variability in morphological features of above-ground and subterranean organs. In the cowberry pine-forest, strawberry plants formed long thin rhizomes which can be regarded as an intermediate structure, in between the subterranean sprouts and hypogeo-genic rhizomes. On a glade in the bilberry spruce-and-lime forest, some *Fragaria* plants presented typical mono-rosette specimens, whereas others formed numerous rosettes, being capable to develop a number (up to 12) of equal in morphology restoration rosettes simultaneously. Multi-rosette plants present an example of the maximum specialization among the strawberry plants, directed to the better results in regard to the main biological functions, survival and reproduction. Statistics proves that multi-rosette plants develop both more innovation shoots and generative sprouts, allowing them to increase the gene pool in a very short time interval. Beside this, mortality of the multi-rosette plants appeared significantly lower than that in mono-rosette specimens of the similar age state. This phenomenon is related to the development of new quality structures, namely strong rhizomes with well-developed storage parenchyma favoring to form an important mechanism of adaptation: ability of plants to keep to a latent state under the unfavorable conditions of a vegetative season.

Morphological variability in the strawberry plants revealing the species adaptive plasticity under peculiar soil and phytocenosis conditions, accounts for stability of the species existence in natural communities.