ISSN 0367-0597

Номер 3 Май - Июнь 2001

ЭКОЛОГИЯ

Главный редактор
В.Н. Большаков

http://www.maik.ru

"НАУКА"
МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА"

Российская академия наук

ЭКОЛОГИЯ

№ 3 2001 Май–Июнь

Основан в марте 1970 г.
Выходит 6 раз в год
ISSN 0367-0597

Главный редактор
акад. В.Н. Большаков

Заместитель главного редактора
докт. биол. наук С.Г. Шиятов

Ответственный секретарь
канд. биол. наук В.Н. Позолотина

Редакционная коллегия:

В.Н. Большаков, И.А. Богачева, Н.В. Глотов, П.Г. Горовой, П.Л. Горчаковский, Э.В. Ивантер, Д.А. Криволуцкий, С.А. Мамаев, В.Н. Позолотина, М.П. Рощевский, Н.Г. Смирнов, И.А. Шилов, С.Г. Шиятов, М.И. Шатуновский

Зав. редакцией Э.П. Молчанов

Адрес редакции: 620219 Екатеринбург, ГСП-199, ул. С. Ковалевской, 18
Редакция журнала "Экология"
Телефоны: 74-05-54; 49-91-02

Москва
Издательство "Наука"
Международная академическая издательская компания "Наука/Интерпериодика"

© Российская академия наук
Отделение общей биологии
Уральское отделение РАН, 2001 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2001

От редколлегии 163

Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость)
В. М. Захаров 164

Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений
Л. А. Жукова 169

Онтогенез дерева и его отражение
в структуре и динамике растительного и почвенного покрова
О. В. Смирнова, М. В. Бобровский 177

Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polypodiophyta
Н. И. Шорина 182

Феномен псевдовивипарии у альпийских и арктомонтанных злаков
(*Deschampsia* Beauv., *Festuca* L. и *Poa* L.)
И. Е. Сарапульцев 188

Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование
и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.)
А. И. Видякин 197

Онтогенез и структура популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.
в различных экологических условиях
Ю. Г. Суетина 203

Морфофизиологические и популяционные адаптации *Ajuga reptans* L.
на северной границе ареала
Л. В. Тетерюк, О. В. Дымова, Т. К. Головко 209

Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной
А. К. Буторина, В. Н. Калаев, А. Н. Миронов, В. А. Смородинова,
И. Э. Мазурова, С. А. Дорошев, Е. В. Сенькевич 216

Методика оценки морфологического разнообразия
листьев земляники в природных популяциях
В. В. Корона, С. А. Дубровная 221

Изменчивость структуры цветка седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.)
в природных популяциях
О. Н. Тиходеев, М. Ю. Тиходеева 225

Выживание в условиях средового стреса – изменчивость
морфологических признаков мозга и поведения у домовой мыши
И. И. Полетаева, М. Г. Плескачева, Н. В. Маркина,
О. В. Перепелкина, Х. Шефран, Д. П. Вольфер, Х. П. Липп 231

Старение и долгожительство как индикаторы экологического здоровья среды
А. Л. Азин, И. П. Зелди, А. В. Смирнов, Р. З. Шагибалов 237

Contents

No. 3, 2001

Simultaneous English language translation of the journal is available from MAIK "Nauka/Interperiodica" (Russia). Distributed worldwide by Kluwer Academic/Plenum Publishers. *Russian Journal of Ecology* ISSN 1067-4136.

From the Editorial Board 163

Ontogeny and Population: Developmental Stability and Population Variation
V. M. Zakharov 164

Diversity of Ontogenetic Pathways in Plant Populations
L. A. Zhukova 169

Tree Ontogeny and Its Reflection in the Structure and Dynamics of Plant and Soil Covers
O. V. Smirnova and M. V. Bobrovsky 177

Population Biology of Gametophytes in Homosporous Polypodiophyta
N. I. Shorina 182

Phenomenon of Pseudoviviparity in Alpine and Arctomontane Grasses (*Deschampsia* Beauv., *Festuca* L., and *Poa* L.)
I. E. Sarapultsev 188

Phenes of Woody Plants: Identification, Scaling, and the Use in Population Studies as Exemplified by *Pinus sylvestris* L.
A. I. Vidyakin 197

Ontogenesis and Population Structure of *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. under Different Ecological Conditions
Yu. G. Suetina 203

Morphophysiological and Population Adaptations of *Ajuga reptans* L. at the Northern Boundary of Its Range
L. V. Teteryuk, O. V. Dymova, and T. K. Golovko 209

Cytogenetic Variation in Populations of Scotch Pine
A. K. Butorina, V. N. Kalaev, A. N. Mironov, V. A. Smorodinova, I. E. Mazurova, S. A. Doroshev, and E. V. Senkevich 216

The Method for Morphological Diversity Evaluation of Strawberry Leaves in Natural Populations
V. V. Korona and S. A. Dubrovnaya 221

Variability of Flower Structure in European Starflower (*Trientalis europaea* L.) in Natural Populations
O. N. Tikhodeev and M. Yu. Tikhodeeva 225

Survival under Conditions of Environmental Stress: Variability of Brain Morphology and Behavior of the Domestic Mouse
I. I. Poletaeva, M. G. Pleskacheva, N. V. Markina, O. V. Perepelkina, H. Sheffran, D. P. Wolfer, H. P. Lipp 231

Aging and Longevity as Indicators of the Environmental Ecological Health
A. L. Azin, I. P. Zeldi, A. V. Smirnov, and R. Z. Shagibalov 237

ОТ РЕДКОЛЛЕГИИ

Редколлегия журнала "Экология" постоянно уделяет большое внимание экологическим исследованиям, проводимым в различных регионах России. В рамках этой традиции вниманию читателей предлагается номер журнала, в котором опубликованы наиболее интересные и значительные статьи-доклады, представленные на III Всероссийском популяционном семинаре "Онтогенез и популяция", проведенном 7–11 февраля 2000 г. кафедрой ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета (председатель оргкомитета Н.В. Глотов).

Проблема "Онтогенез и популяция" является одной из центральных проблем современной популяционной биологии. На сегодняшний день стало очевидно, что любой анализ фундаментальных и прикладных аспектов жизни природных популяций должен основываться на концепции уровней организации жизни (в качестве основных выделяют клеточный, организменный, популяционный и биогеоценотический). При этом именно на популяционном уровне наиболее сильно отражаются проявления закономерностей всех других. Со времени классических работ в популяционной зоологии, прежде всего работ С.С. Шварца и его школы, стало понятным, что принципиально важен возрастной состав популяции. Другими словами, необходимо рассматривать всю "онтогенетическую развертку" состава популяции – от зиготы до отмирающих особей. Этим путем идет сегодня и популяционная ботаника. Отчасти вынужденно, поскольку у многих растений невозможно установить календарный возраст, Т.А. Работнов и А.А. Уранов и их последователи используют понятие "возрастное, или онтогенетическое, состояние" растения. Поскольку возрастное состояние отражает биологический возраст, оказывается, что такой подход в ряде отношений является даже более приемлемым по сравнению с использованием календарного возраста.

Программа семинара включала следующие проблемы: генетика индивидуального развития, морфогенез, пространственно-возрастная структура популяций, приспособленность на разных этапах онтогенеза. Исследования были выполнены на разных объектах (растения, животные, человек) с использованием широкого спектра методических подходов (морфологические, физиологические, биохимические, математические).

На Всероссийских популяционных семинарах сложилась добрая традиция проводить мемориальные заседания. На первом семинаре такое заседание было посвящено памяти рано ушедшего из жизни Л.Ф. Семерикова, замечательного исследователя, много сделавшего для развития популяционной экологии растений. На втором – памяти одного из крупнейших морфологов растений, чьи труды стали основой для развития концепции возрастных состояний растений, – Т.И. Серебряковой. В 2000 г. широко отмечалось 100-летие со дня рождения Н.В. Тимофеева-Ресовского – выдающегося русского ученого, внесшего большой вклад в развитие таких основополагающих разделов естествознания, как генетика, учение о популяции, радиационная биогеоценология, теория эволюции и учение о биосфере. На третьем семинаре его памяти было посвящено специальное заседание.

IV Всероссийский популяционный семинар (председатель оргкомитета В.М. Захаров) был проведен 18–19 мая 2000 г. в Москве Институтом биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН. Материалы этого семинара публикуются в журнале "Онтогенез", 2001, № 5. V Всероссийский популяционный семинар планируется провести в г. Казани (Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан) в октябре 2001 г. Он будет посвящен проблеме "Популяция, сообщество, эволюция".

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 164–168

УДК 574.3

ОНТОГЕНЕЗ И ПОПУЛЯЦИЯ (СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ)

© 2001 г. В. М. Захаров

Институт биологии развития РАН
117334 Москва, ул. Вавилова, 26

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Онтогенетический и популяционный уровни организации по определению являются принципиально различными. Причем эти два направления исследований традиционно развиваются достаточно автономно. В то же время становится все более очевидным, что специальный анализ особи как онтогенеза необходим не только для корректной оценки популяций и их динамики во времени и пространстве, но и для понимания механизмов популяционных процессов.

Ключевые слова: онтогенез, популяция, стабильность развития, популяционная изменчивость.

Онтогенетический и популяционный уровни организации по определению являются принципиально различными. Если на первом, онтогенетическом, уровне исследуется развитие индивидуума, то на втором – совокупности особей, называемые популяциями. Причем эти два направления исследований традиционно развиваются достаточно автономно. При анализе особей оценивается состояние организма на определенной стадии развития и его динамика во времени (исследование собственно онтогенеза, которое нередко ограничивается анализом эмбрионального развития) и в пространстве (выявление различий между особями). При исследовании популяций оценивается состояние совокупностей особей в определенный момент времени и его динамика во времени (оценка динамики популяций) и в пространстве (выявление межпопуляционных и межвидовых различий). При этом обычно не учитывается, что каждая особь представляет собой онтогенез, и оценка популяции оказывается срезом траекторий индивидуального развития. В тех же случаях, когда это принимается во внимание, возможные онтогенетические изменения рассматриваются как то, что мешает популяционной оценке, и задача обычно сводится к их устранению путем анализа особей одного возраста. В то же время специальный анализ особи как онтогенеза необходим не только для корректной оценки популяций и их динамики во времени и в пространстве, но и для понимания механизмов популяционных процессов.

В настоящей работе[1] рассматривается, что может дать подход, основанный на оценке популяций при учете онтогенетических изменений, для решения основных задач популяционной биологии. В качестве таковых, наверное, целесообразно говорить о направлениях, нацеленных на оценку динамики популяций, межпопуляционных и межвидовых различий.

ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Ключевой характеристикой популяционного подхода является оценка состояния популяций. На популяционном уровне она проводится по демографическим параметрам, среди которых можно указать численность, возрастной и половой состав, успех размножения (как отношение числа потомков к числу размножающихся особей). С онтогенетических позиций она может быть дана по состоянию особей, характеризуемому стабильностью развития. Задача при этом сводится к оценке нормальности, совершенства процессов развития, основными показателями которых являются нарушения развития и онтогенетический шум. Если собственно нарушения развития, фенодевианты, представляющие собой существенные изменения морфологии, обычно встречаются в природных популяциях с частотой не выше нескольких процентов, то онтогенетический шум оказывается операциональным критерием оценки в природных популяциях (Захаров, 1987). Онтогенетический шум (Waddington, 1957), случайная спонтанная изменчивость развития (Астауров, 1978), или реализационная изменчивость (Струнников, 1991), наиболее четко и просто может быть оценен по флуктуирующей асимметрии билатеральных структур. Преимущество подхода состоит в том, что при этом известна заданная норма, т.е. то, что должно быть при отсутствии возмущающих воздействий, – симметрия, отклонения от которой в ходе развития и представляют

[1] Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 00-15-97792)

собой онтогенетический шум. Практически идентичный фенотипический эффект слева и справа, достигаемый в ходе индивидуального развития независимо, – едва ли не наиболее впечатляющее свидетельство мощи и точности генотипической детерминации реализации фенотипа.

Характеристика онтогенетического шума позволяет дать оценку того, что происходит с организмом при популяционных процессах, в том числе и эволюционных. Эта мера представляется перспективной и для оценки приспособленности, но не в смысле числа оставляемых потомков и вклада в следующее поколение (что крайне затруднительно при работе с природными популяциями), а по состоянию, здоровью организма. Преимуществами такого подхода являются интегральность и чувствительность оценки, операциональность и пригодность для широкого использования. Показать значимость подхода можно на примере результатов, полученных при экспериментальной оценке воздействия полихлорбифенилов на американских норок *Mustela vison* (Borisov et al., 1997). Если в контроле стабильность развития у мертворожденных норок была существенно ниже (высокая асимметрия), чем у живорожденных, то в опыте при интоксикации и те и другие имели сходный уровень нарушений развития. Таким образом, нарушение стабильности развития имеет место при ухудшении состояния организма в силу различных причин, но не является причиной его гибели. Это открывает возможность для использования данной характеристики в качестве тонкого показателя состояния организма. Рассмотрим его возможности для решения указанных задач популяционной биологии.

Динамика популяций. Эта проблема по-прежнему является одной из ключевых в популяционной биологии. В рассматриваемом здесь аспекте в качестве основных вопросов можно указать следующие: Как изменяется состояние популяции в ходе популяционных циклов? Какова связь этих изменений с популяционной плотностью? Какова роль биотических и абиотических факторов? Какова роль плотности в изменении численности популяции? Исследования в этом направлении были проведены на обыкновенной бурозубке *Sorex araneus* (Zakharov et al., 1991). В циклической популяции Центральной Сибири, для которой предполагается авторегуляторный механизм регуляции численности, обнаружена отрицательная связь стабильности развития с численностью. Это означает, что на пике численности вследствие переуплотнения имеет место нарушение стабильности развития (свидетельствующее о существенном изменении состояния организма), ведущее к последующему сокращению численности. Для нециклической популяции Южной Финляндии были обнаружены свидетельства наличия положительной связи стабильности развития с численностью. Здесь наблюдается обратный эффект – при снижении численности вследствие климатических условий наблюдается снижение стабильности развития. Повышение численности при благоприятных условиях сопровождается высокой стабильностью развития. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности данного подхода для выявления механизмов динамики численности: положительная связь стабильности развития с плотностью свидетельствует о большей роли факторов внешней среды, отрицательная связь говорит в пользу авторегуляторной цикличности, стрессирующем воздействии переуплотнения.

Межпопуляционные различия. Одной из наиболее интересных задач при исследовании межпопуляционной изменчивости является оценка периферии ареала, причем не столько географической, сколько экологической. Снижение стабильности развития является индикатором ухудшения состояния организма на экологической периферии ареала. Например, при исследовании прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) нарушение стабильности развития было обнаружено на южной периферии ареала (Захаров, 1987). Надо иметь в виду, что сейчас условия экологической периферии имеют место повсеместно за счет антропогенного воздействия. Важно отметить, что условия экологической периферии ареала могут возникать в разных частях ареала и в силу естественных причин. Особенно ярко это проявляется у растений. Например, для березы повислой (*Betula pendula*) было показано, что в затененных условиях стабильность развития существенно ниже, чем на освещенных участках (Захаров, Крысанов, 1996). Это ставит на повестку дня необходимость развития направления популяционных исследований, нацеленных на выявление роли географической изоляции и условий среды в картине выявляемого внутривидового фенотипического разнообразия.

Важно, что многие популяции, в том числе и пространственно удаленные друг от друга, характеризуются сходным уровнем стабильности развития. В то же время его отклонения наблюдаются при существенном изменении среды и на незначительном пространстве. Это приводит к выводу о том, что многие популяции вида, несмотря на некоторые различия, имеют сходный оптимум по стабильности развития, что позволяет выделять популяции, существующие и при неоптимальных условиях. Каждый вид рассчитан на определенные условия, и на периферии ареала могут быть выявлены те популяции, где "что-то началось", и нарушение стабильности развития здесь является платой за существование в новых условиях.

Разные виды. Наиболее интересно сравнение симпатрических популяций разных видов для выявления их реакции на одни и те же условия. Та-

кие данные были получены для насекомых и рептилий (Захаров, 1987). Эта разная реакция означает, что одни и те же условия оказываются оптимальными для одного и неоптимальными для другого вида. Наличие таких различий свидетельствует о том, что "что-то уже произошло" и в силу определенных адаптивных изменений популяция может благополучно существовать в новых для нее условиях.

Значимость подхода. Преимуществами подхода, основанного на оценке природных популяций при учете онтогенетических особенностей, являются следующие: возможность ответа не только на вопрос о том, что происходит, но и как это происходит; высокая чувствительность подхода и возможность выявления изменений в первом же поколении как при ухудшении, так и при улучшении условий.

Использование разных подходов к оценке гомеостаза развития, включая иммунологические, цитогенетические и физиологические методы, показало, что они изменяются согласованно с оценкой стабильности развития (Захаров, Крысанов, 1996). Следовательно, при анализе стабильности развития дается не только характеристика морфогенетических процессов, но и общего состояния организма. Кроме того, эти оценки оказались скоррелированными и с собственно популяционным показателем, успехом размножения (Zakharov et al., 1991). В целом это свидетельствует о значимости такой оценки для характеристики состояния популяций при ее большей чувствительности по сравнению с другими подходами.

Перспективным подход оказался и для практики – для фонового мониторинга (в естественных условиях) и оценки последствий антропогенного воздействия. Принципиальным преимуществом такого онтогенетического подхода является возможность выявления изменений состояния организма при разных видах загрязнения, когда ни по показателям биоразнообразия (на уровне сообществ), ни по популяционным показателям изменения обычно не наблюдаются (Захаров, Крысанов, 1996).

ПРИРОДА НАБЛЮДАЕМОГО РАЗНООБРАЗИЯ

При популяционных исследованиях крайне важна ориентировочная оценка природы наблюдаемого фенотипического разнообразия. Получение даже такой ориентировочной оценки в природных популяциях обычно затруднительно. В качестве основной причины фенотипического разнообразия обычно подразумевается генотипическое разнообразие. Это лишь отчасти верно, а в ряде случаев неверно вовсе. Оказалось, что значительная доля общей фенотипической изменчивости (до 50% и более) в природных популяциях может происходить от онтогенетического шума. Эта изменчивость во многом может определять и наблюдаемую в природных популяциях динамику уровня фенотипического разнообразия. В качестве лишь одного примера можно назвать упоминавшиеся выше данные по динамике численности обыкновенной бурозубки в разных регионах. Если в нециклической популяции Южной Финляндии уровень шумовой онтогенетической изменчивости изменяется параллельно уровню общего фенотипического разнообразия, то в циклической популяции Центральной Сибири шумовая изменчивость, резко возрастая при стрессе, во многом определяет фенотипическое разнообразие на пике численности (Zakharov et al., 1997).

МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ

При популяционно-онтогенетическом подходе появляется возможность провести анализ того, как возникают различия между разными формами. Такая оценка проведена на ряде моделей. Приведем лишь один пример. При исследовании барбусов оз. Тана в Эфиопии было выделено более 10 форм, которые рассматриваются либо как отдельные виды, либо как внутривидовые формы. Все они сходны по размерам, но представляют собой существенно различные жизненные формы. Степень морфологических различий между ними выше, чем между родами. Оценка по комплексу морфологических признаков – промеров – позволила выявить, как эти формы возникают в онтогенезе, расходясь по разным креодам. Оказалось, что некоторые из них возникают и на поздних стадиях онтогенеза (Mina et al., 1996).

Кроме того, при этом могут быть получены и ответы на вопросы о том, почему и за счет чего возникают обнаруживаемые фенотипические различия между разными формами. Например, оценка онтогенеза двух форм ленка *Brachymystax lenok* – тупорылой и острорылой – вновь показала расхождение по креодам. Одна из форм оказалась педоморфной, другая – акселерированной. При этом основной причиной изменений оказались гетерохронии (Алексеев, 1994). Еще один пример – это быстро растущая и медленно растущая формы гольцов (*Salvelinus alpinus*). За счет анализа регистрирующих структур, в данном случае лучей плавника, есть возможность прослеживать ход онтогенеза. Такая оценка позволила определить темп роста и его возможные изменения в онтогенезе для разных особей в популяции (Alekseyev et al., 1998). На других объектах было показано, что быстро растущие формы имеют более высокую стабильность развития (Захаров, 1987). Анализ регистрирующих структур в целом представляет собой отдельное важное направление исследований (Клевезаль, 1988), по сути заме-

няющее экспериментальный подход, практически невозможный для долгоживущих видов.

Возможно использование популяционно-онтогенетического подхода и для экспериментальной оценки того, что происходит в природе, при учете определенных факторов среды. Наиболее простой путь такой оценки – инкубация потомства от производителей из разных частей ареала при разных температурах (Zakharov, 1993). Например, оказалось, что у дрозофил *Drosophila subobscura* из двух популяций (Норвегия и Италия) зависимость длины крыла от температуры одна и та же, но кривые идут параллельно со сдвигом в направлении модификационных изменений, сходных для обеих популяций. Значимые межпопуляционные различия при каждом температурном режиме свидетельствуют о генетической детерминации новой нормы реакции. Сходные данные были получены для ящериц рода *Lacerta*. Зависимость числа бедренных пор от температуры вновь оказалась сходной для всех исследованных форм, кривые зависимости идут параллельно и смещаются в направлении модификационных изменений: у прыткой ящерицы *Lacerta agilis* от северного подвида *L. agilis exigua* к южному *L. agilis boemica* и далее к южному виду – полосатой ящерице *L. strigata*. Эти данные говорят в пользу механизма возникновения современных межпопуляционных и межвидовых различий – путем генетической детерминации новой нормы реакции, возникающей на основе модификационного ответа. При оценке стабильности развития оказалось, что то, что достигается у одной формы лишь при повышенной температуре и нарушении развития, у другой имеет место уже при более низкой температуре и на фоне высокой стабильности развития. Приведенный ранее пример сравнения двух видов в природе – свидетельство прохождения указанного микроэволюционного процесса, в результате которого первоначально неоптимальные условия стали оптимальными.

Таким образом, механизм эволюционного преобразования начинается не с мутаций, а с онтогенетических изменений. Согласно популяционно-генетическим моделям, при этом вообще ничего не происходит. Основные этапы эволюционного преобразования в этом случае можно представить в следующем виде.

Изначальная ситуация характеризуется высокой стабильностью развития при существовании популяции в оптимальных условиях и при высокой генетической коадаптации (первый этап). В случае стрессирующего воздействия новых условий наблюдается снижение стабильности развития, причем уже в первом поколении на основе того же генотипа в виде прямой реакции организма на воздействие среды (второй этап). При длительном, в течение большого числа поколений, существовании популяции в этих условиях обычно наблюдаются адаптивные генотипические изменения, которые позволяют не только выживать, но и приспосабливаться к новым условиям, в результате стрессирующее воздействие среды существенно снижается. Но улучшения гомеостаза еще не происходит, видимо, в большей степени за счет генетического стресса. Причина этого в том, что генотипические изменения, которые позволяют выживать в новых условиях, приводят к нарушению прежней генетической коадаптации (третий этап). В ходе дальнейших генотипических преобразований возможно достижение новой генетической коадаптации и восстановление высокого гомеостаза, что знаменует собой превращение неоптимальных условий в оптимальные (четвертый этап).

Весь процесс, включающий описанные четыре этапа, представляет собой микроэволюционное преобразование на пути адаптации к новым условиям. При этом происходит смена оптимума, т.е. изначально неоптимальные условия становятся оптимальными. Этот процесс, видимо, далеко не всегда проходит до конца и может стабилизироваться на любой из описанных стадий. Такие ситуации мы обычно характеризуем как экологическую периферию ареала. Пониженный гомеостаз в этих популяциях является платой за выживание в новых условиях, на пределе возможностей вида.

К сожалению, проследить весь процесс от начала до конца затруднительно, прежде всего в связи с большими временными интервалами, необходимыми для этого. Но в реальности описанного процесса можно убедиться путем сравнения различных популяций, находящихся на разных стадиях. Неоднократно отмечавшееся нарушение стабильности развития на экологической периферии ареала, по сравнению с популяциями, обитающими при обычных условиях (Soule, 1967; Soule, Baker, 1968; Захаров, 1987), соответствует начальным этапам описанного процесса (второй и третий этапы). Различие в уровне стабильности развития между симпатрическими популяциями близких видов с большой долей вероятности свидетельствует о возможности перехода от нарушения к восстановлению стабильности развития в результате процесса адаптации (от третьей к четвертой стадии). Нарушение стабильности развития на экологическй периферии арела для широко распространенного вида и высокая стабильность для специализированного вида говорит о разной реакции на одни и те же условия. Зона симпатрии, являясь экологической периферией, вызывающей нарушение стабильности развития, для одного вида оказывается оптимальным местообитанием, характеризуемым высокой стабильностью развития для другого вида.

В целом развитие подхода, основанного на анализе природных популяций при учете онтогенетических изменений, представляется крайне важным на пути дальнейшего развития популяционных исследований от феноменологии к механизмам и выявлению причинной обусловленности наблюдаемых различий, перехода от выделения популяций и видов, популяционно-генетических моделей эволюции и видообразования к оценке состояния популяций и его динамики, механизмов эволюционных преобразований.

Совсем недавно мы были свидетелями крайне важного внедрения генетических представлений в популяционные исследования. Звучавшее часто предостережение, что организм – не мешок с бобами (генами), во многом воплотилось в жизнь. В то же время настоятельный призыв надеть "генетические очки" привел к существенному искажению зрения у целого ряда популяционистов – за любым фенотипическим изменением стали мерещиться изменения генотипа. Сейчас все более очевидной становится важность "онтогенетических очков". Все большее число популяционных исследователей понимают, что видят без них все хуже и хуже.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев С.С. Формирование морфологических различий между острорылым и тупорылым ленком (род *Brachymystax*, Salmonidae) в онтогенезе и роль гетерохронии в их дивергенции // Вопросы ихтиологии. 1994. Т 34. № 6. С. 759–774.

Астауров Б.Л. К итогам моей научной деятельности в области генетики. // Историко-биологические исследования. М.: Наука, 1978. Вып. 6. С. 116–160.

Захаров В.М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В.М., Крысанов Е.Ю. Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды. М.: Центр экологической политики России, Московское отд. Международного фонда "Биотест", 1996. 170 с.

Клевезаль Г.А. Регистритующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 286 с.

Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда. // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991. С. 99–114.

Alekseyev S.S., Pichuhin M.Yu., Samusenok V.P. Studies of Charrs, Salvelinus alpinus Complex from Transbaikalia (distribution, diversity and the problem of sympatric forms) // Proc. of the Seventh ISACF Workshop on Arctic Char (ISACF, Information Series). 1998. № 6. P. 71–86.

Borisov V.I., Baranov A. S., Valetsky A.V., Zakharov V.M. Developmental stability of the mink Mustela vison ander the impact of PCB // Acta theriologica. 1997. Suppl. 4. P. 17–26.

Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Y.Y. Morphometry of Barbell of lake Tana, Ethiopia: Multivariate ontogenetic channels // Folia Zoologica. 1996. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.

Soule M. Plenetics of natural populations. II: Asymmetry and evolution in a lizard // Amer. Natur. 1967. V. 101. № 918. P. 141–160.

Soule M. E., Baker B. Phenetics of natural populations. IV: The population asymmetry parameter in the butterfly Coenonympha tullia // Heredity. 1968. V. 23. Pt 4. P. 611–614.

Waddington C. H. The strategy of the genes. L.: Alien and Unwin, 1957. 262 p.

Zakharov V.M. Appearance, fixation and stabilisation of environmentally induced phenotypic changes as a microevolutionary event // Genetica. 1993. V. 89. P. 227–234.

Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., Peltonen A., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in the common shew, Sorex araneus // Am. Nat. 1991. V. 138. № 4. P. 797–810.

Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I. Phenotipic diversity and population dynamics: another look (with particular reference to the common shrew Sorex araneus) // Acta theriologica. 1997. Suppl. 4. P. 49–56.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 169–176

УДК 574.3

МНОГООБРАЗИЕ ПУТЕЙ ОНТОГЕНЕЗА В ПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ

© 2001 г. Л. А. Жукова

Марийский государственный университет
424000 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Описана популяционная гетерогенность у дерновинных, кистекорневых, короткокорневищных, столонообразующих и стержнекорневых травянистых и древесных растений, в основе которой лежит размерная, морфологическая, ритмологическая и временная поливариантность онтогенеза. Последняя рассматривается как основной адаптационный механизм для популяций растений, так как он обеспечивает разнообразие путей онтогенеза в различных экологических условиях.

Ключевые слова: онтогенез, поливариантность развития (размерная, морфологическая, размножения, ритмологическая, динамическая), биоморфы, морфогенез, популяция, возрастные состояния, экотоп, антропогенное воздействие.

В настоящее время для разработки теоретических основ экологического мониторинга, оценки состояния возобновляемых биологических ресурсов необходимы более глубокие знания о популяционной жизни растений. Это невозможно без изучения популяционно-онтогенетического аспекта неоднородности популяций растений ("Экология...", 1998; "Жизнь популяций...", 1998). Поэтому на первый план выдвигается выделение в популяциях онтогенетических групп как совокупности особей (или рамет вегетативного происхождения) одного биологического возраста. Это в свою очередь требует детального изучения онтогенеза растений разных биоморф различной систематической принадлежности.

В XX в. как в отечественной, так и в зарубежной литературе независимо друг от друга были предприняты многочисленные попытки подразделения онтогенеза растений. Т.А. Работнов (1950) предложил более общую схему периодизации онтогенеза по биологическому возрасту. А.А. Уранов (1975), используя энергетический подход, обосновал "цену" каждого возрастного состояния и ввел коэффициент возрастности ценопопуляции. В более поздних работах ("Ценопопуляции ...", 1976; Жукова, 1983, 1995; Смирнова, 1987; Заугольнова и др., 1988; "Восточно-европейские ...", 1994; "Онтогенетический атлас ...", 1997; Gatsuk et al., 1980) эта периодизация онтогенеза была детализирована и дополнена.

По современным представлениям, полный онтогенез многолетних поликарпических растений включает четыре периода и 12 онтогенетических (возрастных) состояний, в том числе скрытогенеративное состояние (g_0) (первый этап генеративного периода), описанное Э.В. Шестаковой (Онтогенетический атлас..., 1997). К ним можно добавить 3 группы генеративных временно не цветущих особей: молодые (g_1v), средневозрастные (g_2v) и старые (g_3v). Для монокарпиков, в том числе для однолетников, полный онтогенез завершается генеративным периодом, постгенеративный отсутствует.

В настоящее время концепция дискретного описания онтогенеза подтверждена детальными описаниями онтогенетических состояний для более чем 450 видов семенных растений, папоротников (Шорина, 1991) и лишайников (Суетина и др., 1997). Доля участия каждой онтогенетической группы в возрастном спектре определяет демографическую структуру, этап развития самой популяции в популяционном потоке (Уранов, 1975), ее молодость или старость. Учет групп с максимальным участием во взрослой части возрастного спектра положен в основу классификации популяций ("Ценопопуляции...", 1976; Заугольнова и др., 1988; "The population...", 1985). Поэтому онтогенетические спектры являются важнейшей характеристикой каждой ценопопуляции, так как содержат и диагностику современного ее состояния, и оценку перспектив развития в будущем.

Цель настоящей работы – проанализировать способы реализации различных путей онтогенеза и особенности популяционного разнообразия в различных экологических ситуациях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в природных ценопопуляциях (ЦП) на лугах центральных, северо-западных, северных районов европейской части России; лесных и луговых фитоценозов Республики Марий Эл и в посадках лекарственных растений

на агробиостанциях Московского педагогического и Марийского госуниверситетов. В работе использовались общепринятые популяционно-онтогенетические методы сбора материала. Исследовали стержнекорневой малолетник чистотел большой (*Chelidonium majus* L.) – 12 ЦП; многолетние травы; среди них кистекорневые: валериана лекарственная (*Valeriana officinalis* L.) – 25 ЦП, подорожник большой (*Plantago major* L.) – 71 ЦП, синюха голубая (*Polemonium caeruleum* L.) – 18 ЦП; дерновинные – ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) – 24 ЦП; короткокорневищный подорожник ланцетный (*Pl. lanceolata* L.) – 17 ЦП; столонообразующие – седмичник европейский (*Trientalis europaeum* L.) – 23 ЦП, а также древесные – береза повислая (*Betula pendula* Roth.) – 4 ЦП.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сложность природных явлений, в том числе индивидуального развития, не укладывается в рамки статических представлений об онтогенетических состояниях. В популяционных работах 70–80-х годов были обнаружены различные варианты онтогенетических состояний ("Ценопопуляции...", 1976, 1988; Жукова,1995), поэтому было введено понятие многовариантности, или поливариантности, онтогенеза. Основные причины, лежащие в основе огромной пластичности растительных организмов, – их модулярная организация, неограниченный рост, прикрепленный образ жизни и мультипотентность меристематических клеток (Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995). Эти свойства реализуются у растений в широком наборе структурных единиц (модулей, или фитомеров), в их разнообразных сочетаниях у разных биоморф, в неодинаковой скорости их формирования и длительности жизни. Поэтому у особей в любом возрастном состоянии может проявляться широкий диапазон изменчивости структурной организации, жизненности, способов размножения и темпов развития в пределах генетической программы онтогенеза, свойственной данному виду (Глотов, Жукова, 1995).

В настоящее время обширный фактический материал позволил предложить классификацию поливариантности и выделить два крупных надтипа: I – структурный и II – динамический. Первый включает три типа: размерную, морфологическую поливариантность и поливариантность размножения. Ко второму относятся ритмологическая и поливариантность темпов развития (Жукова, Комаров, 1990; Жукова, 1995). В соответствии с этим возможно описание популяционной гетерогенности в пределах каждой онтогенетической группы.

Размерная поливариантность – описывает разнообразие особей каждой онтогенетической группы, используя ряд дополнительных количественных признаков (морфологических, анатомических и др.), характеризующих жизненное состояние особи. Иными словами, жизненность – это характеристика степени процветания особи в ценозе и перспектив ее дальнейшего развития (Злобин, 1989; Ермакова, Жукова, 1985). Она проявляется в мощности вегетативных и репродуктивных органов, в устойчивости к неблагоприятным воздействиям, оценивается 3–8 баллами (рис. 1). При построении возрастно-виталитетных спектров в пределах каждой онтогенетической группы выделяются доли виталитетных подгрупп.

Н.В. Илюшечкиной (1998) для оценки динамичности виталитета был предложен коэффициент переключений жизненного состояния особей, рассчитываемый как число смен уровней виталитета, приходящихся на одну особь на протяжении онтогенеза. Анализ обобщенных данных по числу переключений одной особи *V. officinalis* в посадках позволил установить, что однократное изменение жизненного состояния происходит у 25.9% особей, двукратное – у 35.2%, трехкратное – у 25.9%, четырехкратное – у 11.1 %; пятикратное было зарегистрировано только один раз при максимальной (10 × 10 см) плотности посадки. Не изменяется жизненность у 28% особей. Размерная поливариантность особей разных онтогенетических состояний и смена виталитета на протяжении онтогенеза в равной степени встречаются и у древесных растений: например, у бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa* Scop.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), ели Шренка (*Picea schrenkiana* Fisch. et Mey.) ("Восточно-европейские ...", 1994).

Таким образом, разнообразие вариантов жизненного состояния одной и той же особи на протяжении онтогенеза создает реальные предпосылки реализации множества путей онтогенеза, что обеспечивает лучшую приспособленность к постоянно меняющимся условиям среды у растений разных биоморф.

Морфологическая поливариантность лежит в основе формирования двух и более биоморфологических групп в пределах одной ЦП. Побеговые и корневые системы травянистых растений в каждом онтогенетическом состоянии обладают достаточно высокой степенью лабильности в пределах одной или разных ценопопуляций. При сильном антропогенном стрессе это может привести к формированию тератов или нескольких вариантов биоморфы у взрослых особей одного вида.

Так, Л.А. Жуковой и Г.О. Османовой (1999) у молодых генеративных растений подорожника ланцетолистного описано три типа и пять вариантов биоморф (рис. 2): I) моноцентрический тип, представленный стержнекорневыми (1) и короткокорневищно-стержнекорневыми (2) растениями, у которых отделение рамет, как и их омоложение, происходит нечасто, а также типичными

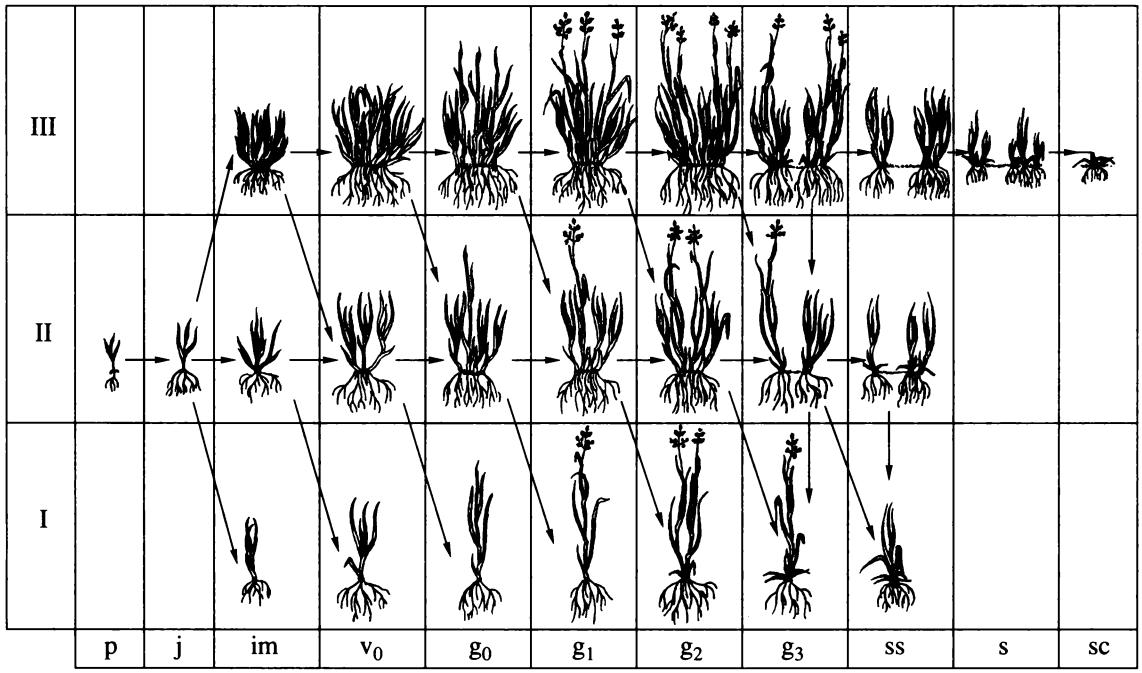


Рис. 1. Размерная поливариантность ежи сборной.

Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v_0 – виргинильное, g_0 – скрытогенеративное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное, sc – отмирающее. I–III уровни жизненности ежи сборной: III – высший, II – средний, I – низший; стрелками обозначены возможные переходы с одного уровня на другой.

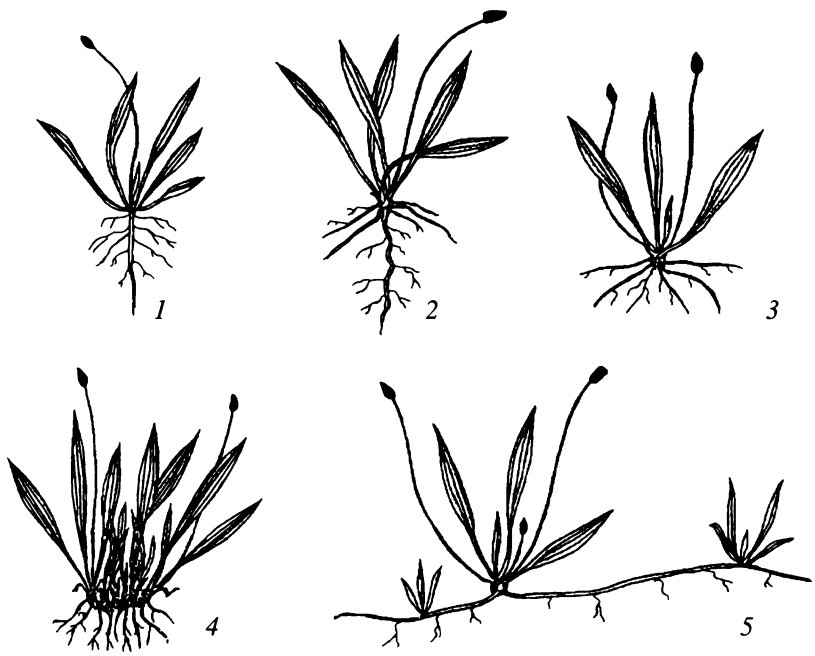


Рис. 2. Различные биоморфы подорожника ланцетного в молодом генеративном состоянии.

Моноцентрические биоморфы: *1* – стержнекорневая, 2 – короткокорневищно-стержнекорневая, *3* – короткокорневищно-кистекорневая; *4* – неявнополицентрическая многорозеточная короткокорневищная биоморфа, *5* – явнополицентрическая корнеотпрысковая биоморфа.

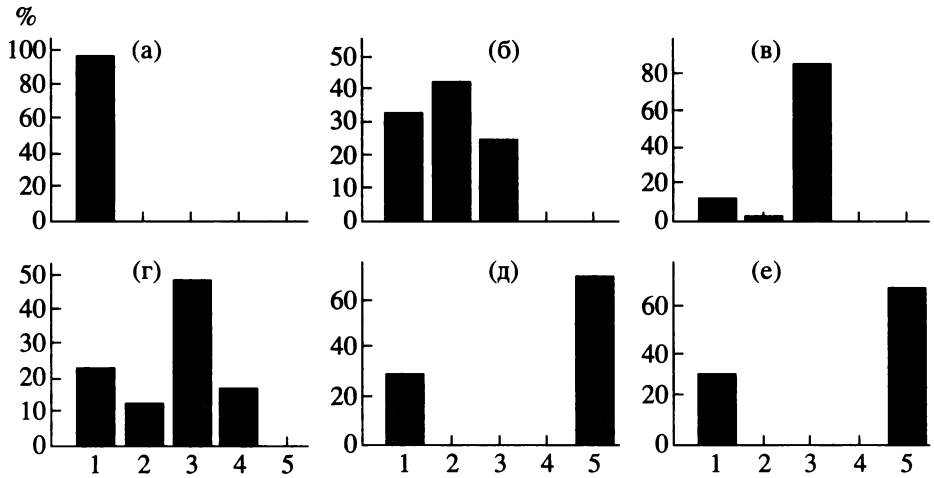


Рис. 3. Частота встречаемости (%) растений разных биоморф в ценопопуляциях *P. lanceolata* в различных местообитаниях:

а – суходольный луг (противопожарная полоса, песчаный субстрат); б – экотонно-опушечный ценоз (щебнистый субстрат); в – пастбище на пойменном лугу (суглинистая почва); г – суходольный луг (супесчаная почва); луга переходного типа: д – склон мелиорационного канала с уплотненной почвой; е – склон канала с подвижным субстратом;

1–5 – обозначения на рис. 2.

короткокорневищными (3) одно- и малорозеточными растениями; II) неявнополицентрический тип – короткокорневищные многорозеточные (4) растения; III) явнополицентрический тип – корнеотпрысковые особи (5) с высокой степенью омоложения рамет и интенсивным вегетативным размножением. Набор этих биоморф в разных ЦП *P. lanceolata* (рис. 3) определяется как механическим составом почвы, так и характером антропогенных воздействий. Их встречаемость в одной ЦП может зависеть от микромозаичности экотопа, способствующей развертыванию разных генетических программ индивидуального развития и в результате – реализации разнообразных путей онтогенеза.

В процессе исследований кистекорневых растений – валерианы лекарственной, подорожника большого – были зарегистрированы чрезвычайно разнообразные проявления морфологической поливариантности вегетативных и генеративных органов на разных этапах онтогенеза. У *V. officinalis* были описаны многочисленные случаи изменения морфоструктуры листовых пластинок, соцветий и цветков (Илюшечкина, 1998). Максимальная частота морфологического биоразнообразия зарегистрирована в группе молодых генеративных растений (g_1) *V. officinalis*, примулы весенней (*Primula veris* L.), вербейника монетчатого (*Lysimachia nummularia* L), вербейника обыкновеного (*L. vulgaris* L.), а минимальная - в группе старых генеративных g_3 (Жукова, 1995; Илюшечкина, 1998), что предположительно связано с ранним отмиранием особей с морфологическими аномалиями, т.е. с реализацией программ неполного онтогенеза. Это подтверждает и неполночленность придорожных ценопопуляций *V. officinalis*, в которых до 80% особей развиваются по измененной морфогенетической программе.

В то же время в экологически чистых местообитаниях морфологическая поливариантность онтогенеза у *V. officinalis* отсутствует или крайне редка. У *P. major* описаны изменения типа побегов под влиянием патогенных грибов или воздействия гербицидов и появление наряду с розеточными вегетативными и полурозеточными генеративными побегами двурозеточных и верхнеполурозеточных побегов, метельчатых соцветий (Жукова, Шестакова, 1995). По данным Т.А. Полянской (не опублик.), у седмичника европейского – подземностолонообразующего поликарпика – ярко выражена поливариантность морфоструктуры верхнерозеточного побега: появление одного более крупного листа верхней розетки и (или) ассимилирующих листьев вместо чешуевидных на удлиненной части побега, формирование верхнерозеточных вегетативных побегов 2-го порядка в пазухе чешуевидных листьев или специализированных столонов, сначала надземных, а позднее уходящих в подстилку и закладывающих клубни, и, наконец, образование дополнительных цветков. Если увеличение ассимилирующей поверхности (в первых трех описываемых случаях) приводит к повышению уровня жизненности побегов, то формирование дополнительных цветков и столонов приводит к изменению хода онтогенеза конкретных особей и может обеспечить более интенсивное семенное или вегетативное размножение. Таким образом, изменение генетически обуслов-

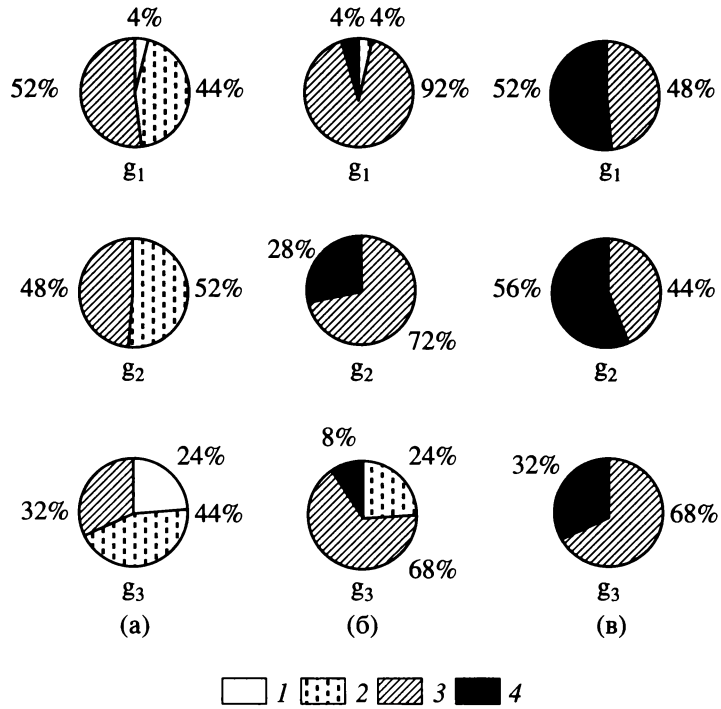


Рис. 4. Особенности ритмики цветения *Betula pendula* Roth. в 1999 г. (а – 26.04., б – 28.04., в – 30.04.) на разных этапах онтогенеза. *1* – бутонизация, *2* – начало цветения, *3* – массовое цветение, *4* – конец цветения.

ленной программы морфогенеза вегетативных или генеративных побегов может внести коррективы в реализацию общей программы как полного, так и неполного онтогенеза, и одновременно обеспечить дополнительные способы или *поливариантность размножения*: например, появление корневых отпрысков у *P. lanceolata*, *Taraxacum officinalis* L., образование подземных столонов у *Ranunculus repens* и эпигеогенных корневищ у *Dactylis glomerata* L.

Для *ритмологической поливариантности* онтогенеза характерна асинхронность в сроках наступления той или иной фенофазы у особей одной ЦП и разных локальных популяций. Сравнение ритмики цветения растений *B. pendula* в городских условиях показало, что биоритмологические процессы протекают разновременно на разных этапах онтогенеза. Как правило, у g_2 деревьев *B. pendula* процесс цветения был менее растянут во времени, а у g_1 и g_3 деревьев отмечался более широкий спектр фенофаз в каждый срок наблюдений (рис. 4). Разнообразие феноритмогрупп на каждом этапе онтогенеза является стабилизирующим фактором для сохранения самоподдержания популяций *B. pendula* на урбанизированных территориях (Соловьева, 2000).

Пятый, наименее изученный тип поливариантности – *временная поливариантность*, или поливариантность по темпам развития, также определяет многообразие путей онтогенеза. Этот тип

Частота встречаемости (%) классов временной поливариантности у стержнекорневых, кистекорневых и короткокорневищных растений в ЦП у разных видов

Классы временной поливариантности	Вид*					
	1	2	3	4	5	6
Нормальное развитие	3.4–50.2	9.1–100.0	4.7–23.0	5.0–83.0	13.3–93.3	5.0–80.0
Ускоренное развитие	19.3–69.6	9.1–100.0	27.3–85.7	79.0–86.0	0–33.3	2.3–90.0
Замедленное развитие	24.7–32.7	9.1–90.9	0–42.0	0–24.0	6.7–33.3	75.0–100.0
Временный покой	–	–	9.5–39.5	0–9.0	0–26.7	2.3–5.0
Омоложение	–	0–44.4	3.3–6.0	10.0–42.0	0–13.3	–

* 1 – *Chelidonium majus*, 2 – *Valeriana officinalis*, 3 – *Polemonium caeruleum*, 4 – *Plantago major*, 5 – *P. lanceolata*, 6 – *Dactilus glomerata*; (–) – незарегистрированные классы поливариантности в изученных ценопопуляциях.

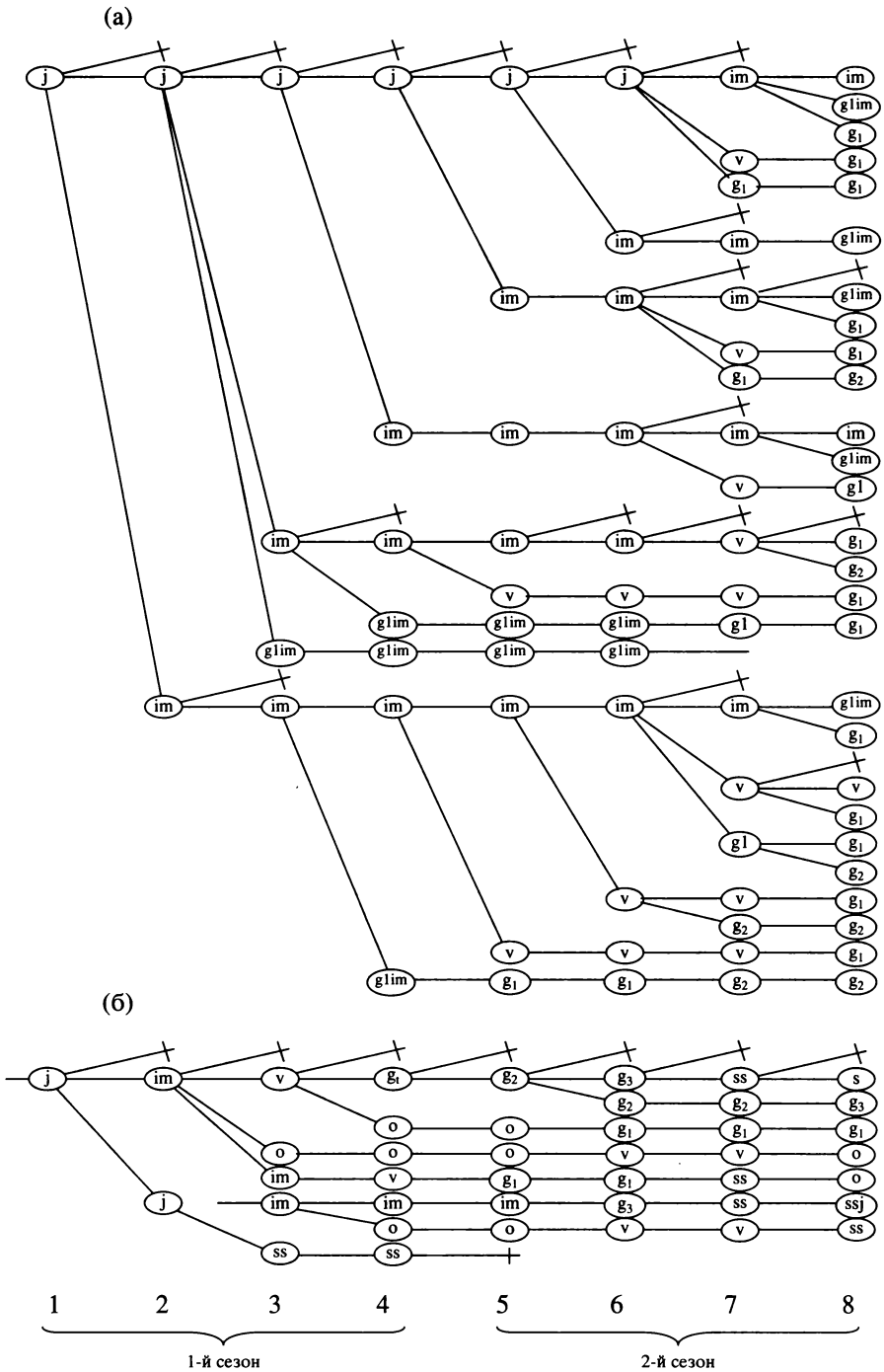


Рис. 5. Многообразие путей онтогенеза подорожника большого в природных популяциях и посадках.
а – Республика Марий Эл, б – Московская область. Линией обозначен переход в следующее состояние; линия с крестом – гибель растения, 0 – состояние вторичного покоя; 1–8 – сроки наблюдений. Расшифровка индексов онтогенетических состояний приведена на рис. 1.

поливариантности можно зарегистрировать на маркированных растениях при длительном мониторинге. Наблюдения в природных популяциях показали, что растений, развивающихся нормальными темпами, зарегистрировано не более 20%, в посадках – от 3 до 80% (см. таблицу). Достаточно часто происходит задержка развития у многолетников, реже она встречается у малолетников (*Chelidonium majus*; Скочилова, 1999). Нередко наблюдается переход особей в состояние вторичного покоя, которое зарегистрировано на многих этапах онтогенеза у *D. glomerata*, *P. lanceolata*,

P. major, но не отмечено у чистотела большого и валерианы лекарственной. Иногда растение на протяжении полного онтогенеза не однажды уходит в состояние вторичного покоя. Не менее часто встречается один из наиболее ярких примеров ускорения темпов развития – цветение ювенильных и имматурных растений, например у *P. major* (Жукова и др., 1996). Эта своеобразная неотения была описана у многих изученных нами видов. Максимальное число пропусков, которое удалось обнаружить у подорожника большого и валерианы лекарственной, – пять состояний, когда из прегенеративного периода растение сразу уходит в постгенеративный период. К сокращению онтогенеза приводит воздействие различных абиотических (засуха, влияние гербицидов, применение высоких доз минеральных удобрений и др.) или биотических (внутривидовая и межвидовая конкуренция) факторов.

Реверсии на более ранние этапы онтогенеза иногда могут сопровождаться лишь неглубоким омоложением, когда растение из субсенильного состояния переходит в старое генеративное, но часто наблюдается и более глубокое омоложение, если раметы переходят в молодое генеративное, имматурное или ювенильное состояние (например, у *P. major* – рис. 5). Это наблюдается у рамет, на которых возникают дополнительные очаги меристемы или просыпаются спящие почки.

Материалы по временной поливариантности *P. major* ssp. *major* Pilger, полученные Л.А. Жуковой (1995) в экспериментальных посадках и Н.В. Ившиным (1999) в природных популяциях, четко демонстрируют, что возможные сочетания разных темпов развития на протяжении онтогенеза одной особи способны обеспечить многообразие путей онтогенеза благодаря неодинаковой длительности каждого состояния и меняющейся их последовательности (см. рис. 5). Это расширяет адаптационные возможности популяции в разных экологических ситуациях, определяет ее постоянную гетерогенность, а следовательно, и ее устойчивость.

Компьютерные эксперименты, проведенные с помощью дискретных алгоритмических моделей (Жукова, Комаров, 1990), показывают, что исключение из популяций растений с замедленным или ускоренным развитием приводит ее в ряде случаев в критическое состояние. Результаты наблюдений М.М. Паленовой (1991) в посадках клевера ползучего (*Trifollium repens* L.) показали межсемейные различия темпов развития особей. С помощью статистического анализа четко выявились семьи с задержкой или ускорением перехода в генеративное состояние. Характер изменчивости этого признака интерпретируется как "в значительной мере генетически обусловленный".

Таким образом, каждая онтогенетическая группа может включать разнообразные подгруппы: виталитетные, биоморфологические, ритмологические, по темпам развития, а в некоторых случаях – по физиологическим, биохимическим и другим характеристикам.

Многочисленные исследования онтогенеза более чем у 450 видов цветковых растений позволяют утверждать, что в большинстве случаев существует более распространенный, модальный путь онтогенеза и многочисленные дополнительные пути, обусловленные главным образом размерным, морфологическим или динамическим типами поливариантности индивидуального развития растений. Поливариантность онтогенеза обеспечивает расширение экологической ниши вида, способствует сокращению элиминации в постоянно меняющихся условиях среды и поддерживает высокий уровень численности популяций. С одной стороны, это способствует сохранению высокой генетической гетерогенности популяций. С другой стороны, как подчеркивают Р. Рэфф и Т. Кофман (1986), "возможность разных путей развития на базе одного генома, наряду со сложностью морфогенетических программ, является поставщиком "сырья" для эволюционных изменений". Разные пути развития – это и есть дифференциальное поведение особей одного генотипа в разных условиях среды.

Таким образом, поливариантность онтогенеза во всех ее проявлениях – широко распространенный адаптационный механизм популяционного уровня, определяющий гетерогенность, а следовательно, и устойчивость популяции растений в экосистеме. Следовательно, оценка онтогенетического разнообразия и различных проявлений поливариантности развития в популяциях растений позволит наметить оптимальные пути восстановления и рационального использования природных ресурсов.

Данная работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 98-04-49294) и Министерства общего и профессионального образования РФ (внутривузовский грант 1998–2000 гг.).

Автор благодарит профессора Н.В. Глотова за ценные замечания, аспирантов Н.В. Ившина, Н.В. Илюшечкину, Г.О. Османову, Т.А. Полянскую, Е.А. Скочилову, Н.В. Соловьеву за предоставленные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Восточно-европейские широколиственные леса / Попадюк Р.В., Чистякова А.А, Смирнова О.В. и др. М.: Наука, 1994. 364 с.

Глотов Н.В., Жукова Л.А. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений // Экология популяций: структура и динамика. Ч. 1. М., 1995. С. 203–215.

Ермакова И.М., Жукова Л.А. Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агро-

фитоценозах // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 110–126.

Жизнь популяций в гетерогенной среде / Ред. Жукова Л.А., Глотов Н.В., Животовский Л.А. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Т. 1. 304 с. Т. 2. 271 с.

Жукова Л.А. Онтогенезы и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 361–374.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. 224 с.

Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Файзуллина С.Я., Балахонов С.В., Максименко О.Е., Глотов Н.В. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. // Экология. 1996. № 6. С. 445–453.

Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1990. № 4. С. 450–461.

Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 80–86.

Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Морфологическая поливариантность онтогенеза подорожника большого // Бюлл. МОИП. 1995. Т. 100. № 3. С. 95–101.

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань: Изд-во КГУ, 1989. 146 с.

Ившин Н.В. Исследование природных популяций подвидов *P. major* L.: ssp. *major* ssp. *pleiosperma* Pilger. Канд. дис. Йошкар-Ола, 1999. 109 с.

Илюшечкина Н.В. Поливариантность онтогенеза и особенности структуры ценопопуляций *Valeriana officinalis* L. и *Polemonium caeruleum* L. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1998. 26 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. 204 с.

Паленова М.М. Эколого-генетический подход к исследованию искусственной популяции клевера ползучего // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. Йошкар-Ола, 1991. С. 90.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений // Геоботаника VI. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 6. 483 с.

Рэфф Р., Кофман Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 402 с.

Скочилова Е.А. Применение демографо-онтогенетических параметров для оценки состояния и рационального использования популяций *Chelidonium majus* L. Автореф. дис... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 1999. 26 с.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.

Соловьева Н.В. Особенности развития вегетативных органов Betula pendula Roth. в разных условиях произрастания // Четвертые вавиловские чтения. Ч. 3. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2000. С. 105–107.

Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А. Онтогенез ксантории настенной (*Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 1997. С. 210–214.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. 216 с.

Шорина Н.И. Двойственность популяционной экологии равноспоровых папоротников // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 180–196.

Экология и генетика популяций / Под ред. Жуковой Л.А., Глотова Н.В., Животовского Л.А. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. 332 с.

Gatsuk L.E., Smirnova O.V., Vorontzova L.J., Zaugolnova L.B., Zhukova L.A. Age states of plants af varions growth form: a review// J. Ecol. 1980. V. 68. № 4. P. 675–696.

The population structure of vegetation. Ed. White J. Dordrecht et al.: Junk Publ., 1985. 669 p.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 177–181

УДК 581.525:574.578

ОНТОГЕНЕЗ ДЕРЕВА И ЕГО ОТРАЖЕНИЕ В СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ РАСТИТЕЛЬНОГО И ПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

© 2001 г. О. В. Смирнова*, М. В. Бобровский**

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117418 Москва, ул. Новочеремушкинская, 69

**Пущинский государственный университет
142292 Московская область, г. Пущино. просп. Науки, 3

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

На основании собственных многолетних исследований и анализа литературы рассмотрен процесс индивидуального развития – онтогенеза древесных растений и приведены признаки онтогенетических состояний. Охарактеризовано изменение средопреобразующей (эдификаторной) роли дерева в ходе онтогенеза и по его завершении. Осуществление средопреобразующей функции дерева приводит к формированию следующих элементов гетерогенности биогеоценозов: фитогенных полей деревьев, "окон в пологе леса" и ветровально-почвенных комплексов. Обобщены собственные и литературные данные о взаимосвязи преобразований структуры растительного и почвенного покрова в ходе формирования лесной растительности и почв на первичном субстрате.

Ключевые слова: онтогенез, онтогенетические состояния, окна в пологе леса, ветровально-почвенные комплексы, гетерогенность и мозаичность растительного покрова.

Современные экологические концепции, такие как "gap-mosaic" и "the mosaic-cycle concept of ecosystems" ("The mosaic-cycle...", 1991; Смирнова, 1998а, б) предоставляют исследователям методологическую основу для решения проблем сохранения биологического разнообразия. Суть названных концепций состоит в том, что максимальное таксономическое разнообразие проявляется в сообществах с большим структурным разнообразием и высокой гетерогенностью среды. Исследования популяционной организации сообществ показывают, что внутриценотическая гетерогенность среды в значительной степени определяется именно особенностями популяционной жизни видов – представителей разных царств, в первую очередь растений и животных. Механизмом, интегрирующим популяционную жизнь множества видов в сообществе (Смирнова и др., 1993), выступает популяционная жизнь эдификаторов (Сукачев, 1975), или средопреобразователей. Средопреобразователи формируют наиболее крупные и длительно существующие популяционные мозаики, которые включают в цикл оборота поколений наибольшую порцию энергии и вещества. В процессе онтогенеза – индивидуального развития от рождения до смерти – особи этих видов значительно преобразуют среду, включая изменения режима ФАР (фотосинтетически активной радиации), гидрологического и температурного режимов, микро- и мезорельефа, строения почвенного покрова и пр. Гетерогенность среды, создаваемая в результате непрерывной смены поколений в популяциях средопреобразователей, определяет возможность устойчивого существования подчиненных видов с разными ценотическими и экологическими свойствами.

В лесных биогеоценозах основные средопреобразователи – деревья разных типов стратегий, в первую очередь конкурентной и толерантной ("Восточноевропейские...", 1994). Знание особенностей их индивидуального развития и способов преобразования среды обитания позволяет предложить пути сохранения и восстановления видового разнообразия лесов.

Цель работы – выявить особенности средопреобразующих воздействий древесных растений в разные периоды онтогенеза на растительность и почву лесных биогеоценозов.

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ОНТОГЕНЕЗА ДЕРЕВА

Описания онтогенезов разных видов деревьев восточноевропейских лесов опубликованы ранее ("Диагнозы и ключи...", 1989; Smirnova et al., 1999). Мы приводим краткие обобщенные диагнозы онтогенетических состояний деревьев. Поскольку средопреобразующее воздействие дерева определяется в ярусной структуре ценозов, мы отмечаем, к какому ярусу относятся растения каждого онтогенетического состояния. Классификация ярусов проведена по жизненным формам (Корчагин, 1976). Выделены следующие ярусы: А – ярус взрослых деревьев (в лесоводственной литературе соответствует ярусу древостоя),

B – ярус взрослых кустарников (в лесоводственной литературе соответствует ярусу подлеска), C – ярус трав и кустарничков.

Проростки (pl) – неветвящиеся растения, сформировавшиеся из семени в год его прорастания; имеют первичные корень и побег с семядолями, которые могут располагаться как над землей (у большинства видов), так и под землей (у дуба).

Ювенильные деревья (j) обычно уже не имеют семядолей, но обладают детскими (инфантильными) структурами. Первичный побег (стволик) неветвящийся; листья или хвоя ювенильной формы; корневая система состоит из первичного корня и небольшого числа боковых корней. Проростки и ювенильные особи входят в состав травяно-кустарничкового яруса и характеризуются высокой теневыносливостью.

Имматурные деревья (im) занимают промежуточное положение между ювенильными и взрослыми растениями. Побеговая система состоит из ветвей 2–4 (5)-го порядков, крона еще не сформирована; общее число ветвей невелико и диаметр стволика не более чем в два раза превышает диаметр крупных ветвей. Приросты стволика по длине и диаметру незначительно превышают приросты ветвей, в результате деревце имеет округлую крону. Листья или иглы имеют взрослую структуру, за исключением деревьев со сложными листьями (ясень). Корневая система включает первичный корень или его базальную часть и боковые корни; у некоторых видов развиваются придаточные корни. Имматурные деревья выходят в ярус кустарников, у них увеличивается потребность в свете. Если освещенность оказывается ниже необходимой, то особи задерживаются в развитии и отмирают.

Виргинильные деревья (v) имеют почти полностью сформированные черты взрослого дерева, но еще не приступили к семеношению. У них хорошо развиты ствол и крона, прирост в высоту максимальный за весь онтогенез. Величины годичного прироста ствола по длине значительно превышают таковые у крупных ветвей, что определяет удлиненную форму кроны с заостренной вершиной. Диаметр ствола превышает диаметр скелетных ветвей в 3 раза и более. Побеговая система состоит из ветвей 4–7 (8)-го порядков. Корневая система включает главный корень (или его основание), боковые корни разных порядков и придаточные корни. Ствол покрыт перидермой (корка обычно еще не начала развиваться). В начале своего развития виргинильные деревья находятся в ярусе кустарников, в конце – входят в древесный полог. В этом онтогенетическом состоянии у всех деревьев потребности в свете максимальные.

Молодые генеративные деревья (g_1) имеют взрослый облик и впервые приступают к семеношению. Органы семеношения локализованы в верхней части кроны, семян мало. Рост ствола в высоту интенсивный, порядок ветвления достигает 7–9 (10) и более. В нижней части ствола начинает формироваться корка.

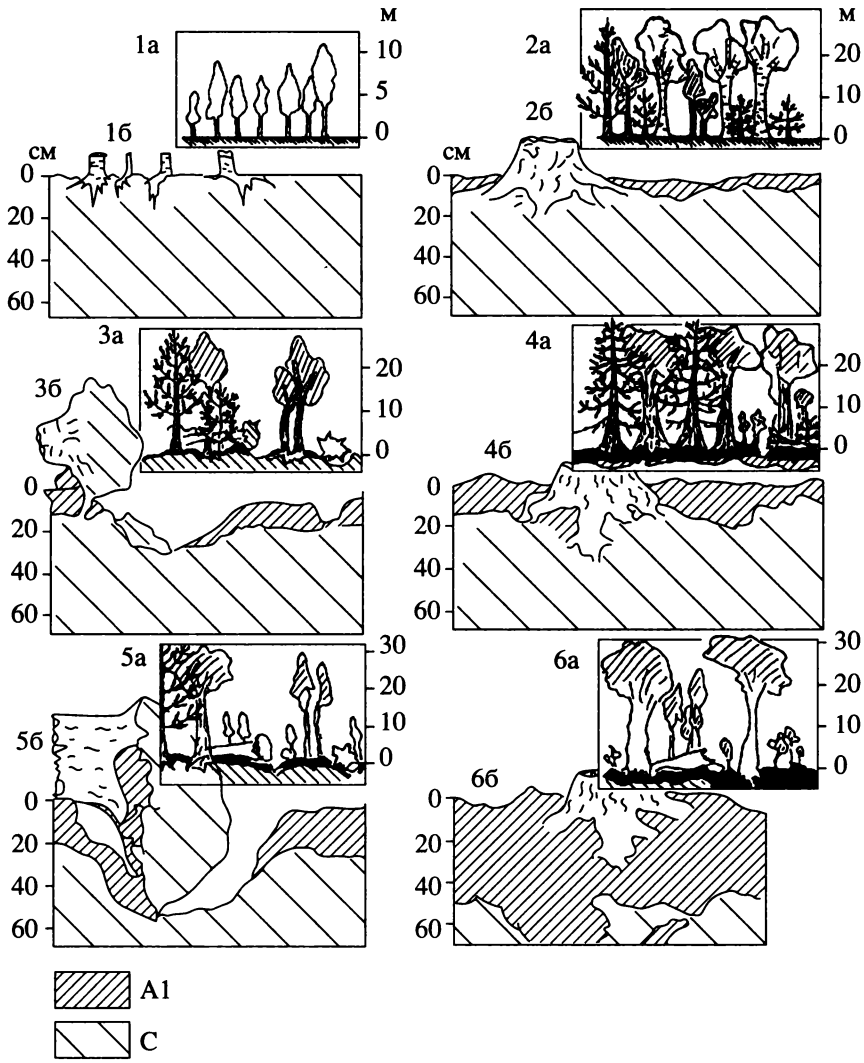
Средневозрастные генеративные деревья (g_2) имеют форму кроны от овальной или конусовидной с заостренной вершиной до округлой или тупо конусовидной. Порядок ветвления, размеры кроны и корневой системы максимальны. Корка становится более грубой и покрывает значительную часть ствола. Семена развиваются в верхней и средней частях кроны. Число семян максимальное. Уменьшается прирост ствола в высоту, прекращается верхушечный рост некоторых крупных ветвей, пробуждаются спящие почки на стволе и/или скелетных ветвях, отмирает часть якорных корней.

Старые генеративные деревья (g_3) практически прекращают рост в высоту, а прирост ствола по диаметру заметно уменьшается. Размеры кроны и корневой системы сокращаются из-за отмирания части скелетных ветвей и якорных корней. Особенно четко это проявляется у лиственных деревьев и сосны, у темнохвойных видов (ели, пихты) оно менее заметно, так как у них спящие почки пробуждаются по всей длине скелетных ветвей, образуют много охвоенных побегов. У лиственных деревьев спящие почки пробуждаются только на стволе или в основании скелетных ветвей. В некоторых случаях вторичная крона может полностью заменить первичную. Семена появляются нерегулярно, их число невелико.

Сенильные деревья (s) у большинства видов имеют только вторичную крону, листья или хвоя могут быть ювенильного типа. Верхняя часть кроны и ствола отмирает, у лиственных деревьев и сосны часто остается живой нижняя половина или треть ствола, корневая система в значительной степени разрушена. Дерево не способно к образованию семян.

ФОРМИРОВАНИЕ ГЕТЕРОГЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА КАК РЕЗУЛЬТАТ ЖИЗНИ И СМЕРТИ ДЕРЕВЬЕВ

Процесс формирования растительного и почвенного покрова как результат поселения деревьев на обнаженной (свежеэкспонированной) почвообразующей породе наиболее четко прослежен в процессе формирования почв на суглинистых субстратах (Геннадиев и др., 1987; Пономаренко, 1988, 1999; Рубилина, Холопова, 1991; Бобровский, 1998). После обнажения суглинистого субстрата его верхний слой быстро заплывает, и сомкнутая масса рассекается трещинами усыхания, которые играют роль каналов миграции минеральных веществ и влаги. С появлением трещин в субстрате становится возможным поселение сосудистых растений. После образования травяного покрова (задернения) руководящими процессами



Формирование древесной синузии (1а–6а) и почв (1б–6б) на обнаженном суглинистом субстрате (С).
Этапы: *1* – первое поколение деревьев (пионерных видов) на материнском субстрате; *2* – появление и развитие под пологом пионерных видов широколиственных и темнохвойных видов, начало формирование гумусового горизонта (А1) на материнской породе (С); *3* – отмирание поколения пионерных видов, начало образования вывальной мозаики; *4* – формирование разновозрастной многовидовой древесной синузии с преобладанием позднесукцессионных и климаксовых видов; *5* – распад поколения деревьев позднесукцессионных и климаксовых видов, формирование разновозрастной оконной и вывальной мозаики; *6* – формирование зрелой темноцветной почвы с протяженным мощным гумусовым горизонтом.

дифференциации субстрата становятся: 1) отчуждение веществ корнями растений; 2) поступление веществ с опадом и влагой на поверхность субстрата, 3) вертикальное перемещение веществ мезофауной и миграция их в растворах. В первые несколько лет основная часть опада поступает от трав, поскольку особи пионерных видов деревьев (*Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Salix caprea* L., *Pinus sylvestris* L. и др.) первого поколения находятся на начальных этапах развития (ювенильном, имматурном) и их средопреобразующее воздействие минимально. Они последовательно преодолевают ярусы мохового покрова, трав и кустарников и накапливают ассимиляты для построения основной толщи лесного полога.

После оформления кроны (виргинильное состояние) в подкроновом пространстве дерева начинает формироваться фитогенное поле (Кожевникова, 1982; Демьянов, 1983); его отличительный признак – доминирование древесного опада над травяным. Сосредоточение опада в подкроновом пространстве дерева обусловливает появление и развитие лесных видов трав и кустарничков и специфической почвенной мезофауны, тем самым значительно увеличивается мозаичность растительного покрова (рисунок, *1*). В это же время активизируется деятельность дождевых

червей, осуществляющих первичную переработку древесного опада, который собирается червями с участков, примыкающих к трещинам, и заглубляется в непереработанном виде (листовые пробки) или в виде гумусированных копролитов. Скорость роста гумусового горизонта резко различна в разных частях поверхности субстрата. Возможность роста гумусового горизонта минимальна под комлем (основанием) дерева и отходящими от него крупными корнями, которые уже были сформированы к началу копрогенеза, и максимальна в периферической части проекции кроны. Дифференциация субстрата по степени развития почвенного горизонта в связи с развитием деревьев на отдельных позициях представляет собой начало формирования мозаичности почвенного покрова (рисунок, *2*).

Ко времени достижения деревьями середины генеративного периода (взрослое генеративное состояние) в их подкроновом пространстве в результате затенения, опада, изменения режима влажности и пр. окончательно оформляются фитогенные поля, которые представляют собой специфические микросайты для многих подчиненных видов растений и почвенной фауны. Сокращение ассимилирующей поверхности дерева (в результате ослабления интенсивности ветвления и отмирания части ветвей) в старом генеративном и сенильном состояниях усиливает освещенность в подкроновом пространстве, что приводит к изменению основных экологических режимов в этом микросайте и изменению состава подчиненных видов.

Наблюдения показали, что деревья первого поколения пионерных видов имеют короткий онтогенез, начинают отмирать приблизительно через 40–60 лет после поселения на обнаженном субстрате. В результате смерти и падения одного или нескольких старых деревьев формируется новое местообитание – "окно в пологе леса", "окно возобновления" или "gap" – в англоязычной литературе. В связи с тем, что длительность онтогенеза в годах у особей даже одного поколения не одинакова, не все старые деревья отмирают одновременно. В результате уже на ранних этапах формирования лесного сообщества, когда завершается жизнь первого поколения пионерных видов, появляется мозаика "окон" ("gaps") разного возраста и размеров.

Довольно часто падение деревьев сопровождается педотурбациями – почва начинает оборачиваться вывалами (рисунок, *3*) и формируются ветровально-почвенные комплексы – ВПК (Скворцова и др., 1983). В это время в окне возобновления можно выделить следующие микросайты: 1) область спокойного развития (вне вывала) – травяно-кустарничковый покров не нарушен, гумусовый горизонт средней мощности, освобожденный от грубых фракций, обогащенный пылеватыми фракциями; 2) область отсыпки гумусированного и негумусированного материала – напочвенный покров прикрыт материалом отсыпки, гумусовый горизонт максимальной мощности с включениями негумусированного материала горизонта С; 3) вывальный ком – обнаженный субстрат не гумусирован или гумусирован слабо; 4) вывальная яма – первичный субстрат, не преобразованный процессами почвообразования, часто является резервуаром для осадков и снеговых вод, местом развития локального оглеения почвы; 5) валежина (упавший ствол) – новый биогенный субстрат, который по мере разложения сильно увеличивает локальную гумусированность субстрата.

К началу формирования вывальной мозаики под пологом пионерных видов деревьев развивается (рисунок, *4*) следующее поколение деревьев конкурентных и толерантных видов (*Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., виды родов *Acer*, *Picea*, *Abies* и др.). Развитие этого и дальнейших поколений сопровождается появлением новых окон возобновления и ВПК (рисунок, *5*). Ко времени завершения существования на данной территории 2–3-го поколений деревьев, т.е. через 400–600 лет, большая часть поверхности будет пройдена вывалами, и сформируется мозаика почвенного покрова, которая представляет собой комбинацию разновозрастных вывальных комплексов с резко различающейся мощностью гумусового горизонта, с разными характеристиками влажности, порозности, механического состава почв. Дальнейшее оборачивание почвенного профиля вывалами в сочетании с деятельностью мезофауны, кротов и других животных приводит к формированию мощного темноцветного гумусового горизонта (от 60 до 100 см и более), имеющего волнистую нижнюю границу (следы вывалов) и залегающего на материнской породе (Пономаренко, 1988, 1999; Бобровский, 1998).

СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА "ОКОН ВОЗОБНОВЛЕНИЯ" И ВПК

Спонтанное развитие "окон в пологе леса" подробно описано в восточноевропейских лесах (Скворцова и др., 1983; Дыренков, 1984; Smirnova et al., 1995; Самохина, 1997; Широков, 1998; Леонова, 1999). Так, например, в хвойно-широколиственных лесах на первом этапе развития "окна" (2–4 года после гибели небольшой группы старых деревьев) господствуют крупные травы, среди которых доминирует нитрофильный светолюбивый вид *Urtica dioica* L., а возобновление популяций как хвойных, так и лиственных видов деревьев подавлено. На следующем этапе, который длится одно-два десятилетия, доминирование крупнотравья сохраняется, но видовой состав становится более разнообразным, господствуют *Rubus idaeus* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Aconitum septentrionale* Koelle и др. Одновременно на разрушающихся стволах начинается возобновление ели (*Picea obovata* Ledeb.), а по периферии

"окна" – пихты (*Abies sibirica* Ledeb.). На следующем этапе, который длится многие десятилетия, по мере затенения "окна" окружающими его деревьями крупнотравье сильно сокращает свои позиции. При этом в местах, где до образования "окна" произрастала липа (*Tilia cordata* Mill.) и сохранился ее вегетативный подрост или осина (*Populus tremula* L.), наибольшее развитие получают неморальные виды (*Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L. и др). В местах, где успешно развиваются пихта и ель, произрастают бореальные виды (*Oxalis acetosella* L., *Trientalis europaea* L. и др.).

В этих же лесах на начальных этапах существования "окна" вывальный ком представляет собой оптимальный субстрат для приживания и развития пионерных видов деревьев (*Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Salix caprea* L.), кустарников (*Sambucus racemosa* L.) и трав. В вывальной яме создаются благоприятные условия для существования нитрофильных деревьев и трав, выдерживающих застойное увлажнение и локальное оглеение (*Ranunculus repens* L., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Padus avium* Mill., *Ulmus glabra* Huds. и др.). Валежины на разных этапах развития представляют собой оптимальный субстрат для мхов, многих видов трав, кустарников и деревьев. Кроме того, валежины средней степени разложения – наиболее благоприятный субстрат для возобновления ели европейской и сибирской (*Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb.) (Дыренков и др., 1970; Скворцова и др., 1983; Дыренков, 1984; "Восточноевропейские...", 1994; Smirnova et al., 1995).

Таким образом, спонтанное осуществление онтогенеза деревьев обусловливает перманентное образование "окон в пологе леса" и ветровально-почвенных комплексов и приводит к формированию и поддержанию высокой внутриценотической гетерогенности лесных биогеоценозов. В лесном биогеоценозе создается большое разнообразие микросайтов, которые отличаются размерами, составом и структурой растительного и почвенного покрова, длительностью этапов развития и пр. Такие особенности организации лесных биогеоценозов определяют высокое видовое и большое экологическое и ценотическое разнообразие подчиненных видов.

Работа выполнена при частичной поддержке фондов: Eu-intas-97-30255, РФФИ (98-04-48846 и 98-04-48329).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобровский М.В. Антропогенные факторы формирования почвенного покрова заповедника "Калужские засеки" // Антропогенная трансформация почвенного покрова и методы ее предупреждения. Тезисы и доклады Всероссийской конференции. Т. 1. М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева РАСХН, 1998. С. 89–91.

Восточноевропейские широколиственные леса М.: Наука, 1994. 362 с.

Геннадиев А.Н., Герасимова М.И., Пацукевич З.В. Скорость почвообразования и допустимые нормы эрозии почв // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1987. № 3. С. 31–36.

Демьянов В.А. Влияние Larix gmelini (Pinaceae) на режимы экологических факторов в редколесьях и рединах лесного массива "Ары-Мас" на Таймыре // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 618–625.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М.: Прометей, 1989. 104 с.

Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Кожевникова Н.Д. Биология и экология тянь-шанской ели (ценопопуляционный анализ) Фрунзе: Илим, 1982. 240 с.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т. 5. 320 с.

Леонова Н.А. Состояние популяций вяза в условиях разного освещения в старовозрастных широколиственных сообществах // Лесоведение. 1999. № 6. С. 59–64.

Пономаренко Е.В. Структура неоднородности микропространств почвенного покрова и особенности ее формирования. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1988. 25 с.

Пономаренко Е.В. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках и проблемы сохранения биологического разнообразия. СПб.: РБО, 1999. С. 34–57.

Рубилина Н.Е., Холопова Л.В. Морфология профиля лесных почв на начальных стадиях почвообразования в подзоне южной тайги // Деградация и восстановление лесных почв. М.: Наука, 1991. С. 251–259.

Самохина Т.Ю. Структура и спонтанная динамика хвойно-широколиственных лесов Среднего Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ, 1997. 16 с.

Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пр-сть, 1983.192 с.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54. № 4. С. 438–448.

Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биол. 1998а. Т. 118. Вып. 2. С. 148–165.

Смирнова О.В. Популяции ключевых видов как создатели гетерогенной среды // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998б. С. 168–178.

Сукачев В.Н. Избранные труды. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука, 1975. Т. 3. 543 с.

Широков А.И. Экологические особенности, внутриценотическая структура и динамика пихто-ельников липовых в условиях южной тайги низменного Заволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород: Нижегородский гос. ун-т, 1998. 19с.

Smirnova O.V, Popadyouk R.V., Evstigneev O.I. et al. Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodeversity, dynamic. Pushchino, 1995. 77 p.

Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugolnova O.I. et al. Ontogeny of a tree // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 8–20.

The mosaic-cycle concept of ecosystem. (Ed. Remmert H.). Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer-Verlag, 1991. 168 p.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 182–187

УДК 582.394:574.3

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ГАМЕТОФИТОВ РАВНОСПОРОВЫХ POLYPODIOPHYTA

© 2001 г. Н. И. Шорина

Московский педагогический государственный университет
129278 Москва, ул. Кибальчича. д. 6, корп. 5

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Представлен обзор современных данных о разнообразии морфологии и морфогенеза гаметофитов равноспоровых папоротников, об их вегетативном размножении и существовании поселений, живущих самостоятельно, независимо от спорофитов. Выделены и охарактеризованы онтогенетические состояния гаметофитов. Освещен вопрос о химических взаимодействиях гаметофитов посредством экзогормона антеридиогена. Следствием этих внутрипопуляционных взаимодействий является поливариантность онтогенеза гаметофитов и сложная возрастно-половая структура их поселений.

Ключевые слова: гаметофиты, популяции, антеридиоген, онтогенетические состояния растений, возрастно-половая структура популяций.

Равноспоровые папоротники (Polypodiophyta) обладают циклом воспроизведения с антитетическим чередованием двух самостоятельно живущих гетероморфных поколений – бесполого (спорофита) и полового (гаметофита). В циклах воспроизведения равнооспоровых папоротников чередуются поколения, находящиеся на разных уровнях морфоологической организации: кормофитном (спорофиты) и талломном (гаметофиты).

В работах, посвященных популяционной биологии папоротников, как правило, рассматриваются только спорофиты (Серая и др., 1980, 1985; Науялис, 1977, 1980, 1984; Гуреева, 1987; Лащинский, Шорина, 1985). Гаметофиты либо вовсе не учитывают, либо ограничиваются заметками об их присутствии или отсутствии. Долгое время существовало мнение, что роль этих крохотных растеньиц сводится только к реализации полового процесса, что их поселения недолговечны и не обладают сложной популяционной структурой. В последние годы, правда, исследователи (Науялис, 1979; Науялис, Филин, 1983; Шорина, 1991; Гуреева, 1996) предпринимают попытки изучить природные поселения гаметофитов методами, разработанными в демографии и популяционной биологии растений. На этом пути возникают трудности, связанные со слабой изученностью морфологии и онтогенеза гаметофитов, способов их размножения и самоподдержания природных поселений.

МОРФОЛОГИЯ ГАМЕТОФИТОВ

В литературе широко распространено мнение об однообразии внешнего облика гаметофитов Polypodiophyta. Обычно их описывают как небольшие горизонтальные сердцевидные зеленые пластинки с ризоидами и гаметангиями на нижней поверхности. Центральные участки пластинок состоят из нескольких (до 8) слоев клеток и называются жилками или архегониальными подушками. Краевые участки, или крылья, однослойные. Гаметофиты недолговечны, живут от нескольких недель до нескольких месяцев и, как правило, протероандричны, т.е. антеридии развиваются раньше архегониев, и заростки последовательно проходят сначала мужскую, потом женскую фазы развития. Это способствует межзаростковому оплодотворению.

Подобный тип гаметофитов свойственен, однако, не всем равноспоровым папоротникам (Atkinson, Stoky, 1964; Гладкова, 1978; Филин, 1978; Шорина, 1987). Он характерен для многих (отнюдь не для всех!) представителей класса Polypodiopsida. У более древних Ophioglossopsida и Marattiopsida иные типы гаметофитов. У Ophioglossopsida они многолетние подземные гетеротрофные бесцветные цилиндрической, клубневидной, дисковидной или веерообразной формы. Эти гаметофиты радиально симметричны и сожительствуют с эндофитными грибами и живут десятки лет (у *Ophioglossum vulgatum*, например, 10–20 лет), но встречаются и однолетние (у *O. crotolophoroides*). Иногда верхние части гаметофитов выходят из земли и зеленеют. Гаметангии крупные. массивные, погруженные, располагаются на всех поверхностях гаметофитов. В целом гаметофиты Ophioglossopsida похожи на заростки Lycopodiopsida, что дает основание рассматривать их как наиболее примитивные для папоротников (Bierhorst, 1971).

Гаметофиты Marattiopsida автотрофные дорзивентральные, относительно долговечны (живут несколько лет) и крупные (более 2–3 см длиной), многослойны, часто имеют лентовидную форму, могут вильчато ветвиться и продолжать рост после образования спорофитов. У них отсутствует четкая дифференциация на архегониальную подушку и крылья. Антеридии крупные, многоклеточные, погруженные, а архегонии формируются не только на нижней, но и на верхней поверхности заростков (Гладкова, 1978). Последнее обстоятельство D.W. Bierhorst (1971) рассматривает как доказательство происхождения лентовидных дорзивентральных гаметофитов от цилиндрических радиально симметричных.

Наиболее древний среди Polypodiopsida порядок Osmundales имеет сходные с Marattiopsida гаметофиты, но еще более крупные – до 30 см длиной (Бобров, 1978).

В порядке Schizaeales два рода (*Actinostachys* из сем. Schizeaceae и *Stromutopteris* из сем. Stromatopteridaceae) обладают бесцветными подземными гаметофитами, похожими на заростки Ophioglossopsida (Попова, 1978). У остальных представителей класса гаметофиты зеленые, автотрофные. В большинстве семейств взрослые заростки сердцевидные, но встречаются и уклоняющиеся формы: нитчатые, похожие на водоросли (род *Schizaea*, Schizaeaceae, и *Trichomanes*, Hymenophyllaceae), у ряда видов подсемейства Vittariaideae сем. Adianthaceae, а также у сем. Grammitidaceae гаметофиты лентовидные и нитчатые. D.W. Bierhorst (1971) считает их эволюционно продвинутыми, возникшими путем неотении от сердцевидных.

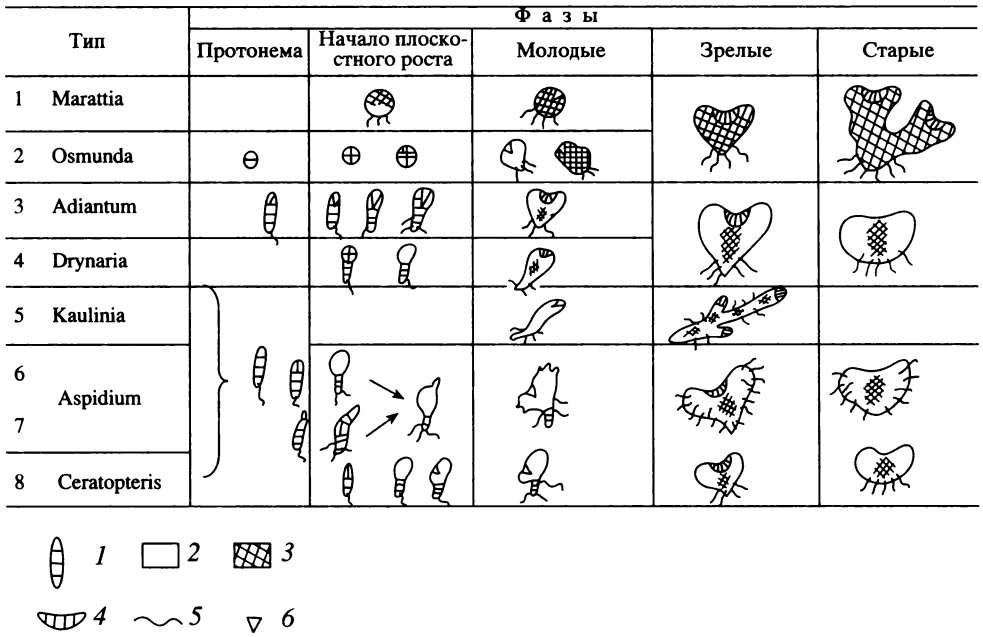
ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ГАМЕТОФИТОВ И САМОПОДДЕРЖАНИЕ ИХ ПОСЕЛЕНИЙ

Возникновение неотенических форм гаметофитов часто дополнялось тенденциями к вегетативному размножению с помощью гемм (Шорина, 1987а, б, 1991). Вегетативное размножение значительно увеличивало длительность жизни полового поколения в циклах воспроизведения. У некоторых папоротников гаметофиты даже приобрели способность жить самостоятельно, независимо от спорофитов. Наиболее замечательный пример подобного независимого существования гаметофитов папоротников обнаружен в Аппалачских горах. В научной литературе он был впервые описан американскими исследователями W. Wagner и A. Sharp (1963). Они нашли на скалах и камнях поселения стерильных гаметофитов в виде скоплений до 10–100 см в поперечнике. Гаметофиты размножались с помощью выводковых почек и не образовывали гаметангиев. Внешне они были похожи на гаметофиты *Vittaria lineata* (L.) J. Sm., спорофиты которой обитают на сотни миль южнее. Д. Фэррару (Farrar, 1967) удалось добиться формирования гаметангиев и вырастить спорофиты, что позволило точно идентифицировать видовую принадлежность заростков. Оказалось, что гаметофиты относились к трем видам, эпифитам и эпилитам, обитателям дождевых тропических лесов: *Vittaria lineata* (L.) J. Sm. (сем. Vittariaceae), *Hymenophyllum thanbridgense* (L.) J.Sm. (сем. Hymenophyllaceae), *Grammitis nimba* (Jenm.) Proctor (сем. Grammitidaceae). Любопытно, что другой вид рода *Vittaria* – *V. ensiformis* – также обладает вегетативно размножающимися гаметофитами, но последние в природе регулярно образуют гаметангии и спорофиты, так что половое и бесполое поколения территориально не разобщены.

Адаптивное значение удлинения фазы полового поколения и его относительной самостоятельности сводится, по-видимому, к расширению экологической амплитуды видов, поскольку гаметофиты, будучи пойкилогидричными, способны по сравнению со спорофитами обитать в более сухих и холодных местах. Более широкие экологические ареалы гаметофитов по сравнению со спорофитами отмечают T. Sato, A. Sakai (1980, 1981), T. Sato (1982), И.И. Науялис (1989, а,б), F. Rumsey, E. Scheffield (1996).

МОРФОГЕНЕЗ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СОСТОЯНИЯ ГАМЕТОФИТОВ

Картина морфологического разнообразия гаметофитов еще более усложняется, если учесть ход их морфогенеза и возможность конвергенций в формировании "типичных" сердцевидных заростков. Как показали B.Nayar и S. Kaur (1971), существуют по крайней мере семь типов морфогенеза автотрофных гаметофитов (см. рисунок). При выделении этих типов использованы следующие признаки: 1) способы переориентации клеточных делений при переходе от одномерного нитчатого роста к двумерному плоскостному и трехмерному объемному; 2) наличие или отсутствие пирамидальной инициальной клетки; 3) первоначальное положение меристемы: верхушечное или интеркалярное (боковое); 4) степень развития, число и расположение многослойных участков, так называемых архегониальных подушек; 5) внешняя форма взрослых гаметофитов: сердцевидная, вильчато ветвящаяся, лентовидная; 6) расположение ризоидов. Как видно из рисунка, сердцевидные гаметофиты формируются на заключительных этапах по крайней мере четырех типов морфогенеза: *Adiantum*, *Drynaria*, *Aspedium*, *Ceratopteris*. Одновременно авторы подчеркивают, что гаметофиты очень пластичны, ход их морфогенеза может меняться в зависимости от условий среды и специфичен не для видов, а для родов и семейств.



Морфогенез гаметофитов (по Nayar, Kaur, 1971 с изменениями):
1 – нитчатые гаметофиты, *2* – однослойные, *3* – многослойные участки гаметофитов, *4* – краевые меристемы, *5* – ризоиды, *6* – инициали.

Мы предприняли попытку провести дискретную периодизацию онтогенеза гаметофитов на основе принципов, принятых в популяционной биологии растений (Работнов, 1950, 1964; Уранов, 1975). В лабораторных культурах были выделены онтогенетические состояния у гаметофитов девяти видов папоротников: *Polypodium vulgare* L. (Polypodiaceae), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. (Hypolepidaceae), *Athyriam filix-femina* (L.) Roth, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm (Athyriaceae), *Asplenium ruta muraria* L., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm (Aspleniaceae), *Dryopteris expansa* (C. Presl.) Faser-Jenkins et Jermy, *D. carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *D. filix-mas* (L.) Schott (Dryopteridaceae).

Были выделены четыре периода онтогенеза и девять онтогенетических (возрастных) состояний гаметофитов (Шорина, 1991). Приводим их краткое описание.

I период – первичный покой (sp). Покоящиеся споры. О наличии почвенного банка спор папоротников свидетельствуют C.N.Page (1990), И.И.Науялис (1989а, б), Т.А.Комарова (1987).

II период – молодые спорофиты – включает четыре онтогенетических состояния: проростки (p) – начало прорастания спор, образование первого ризоида и рост протонемной нити, питание смешанное – за счет запасов споры и за счет фотосинтеза, ювенильное (j) – нитчатая фаза, протонема. Рост одномерный, клетки делятся перегородкой, перпендикулярной продольной оси нити. Число клеток варьирует от 2–3 до 10–17 (у *Pteridium*); имматурное (im) – переориентация клеточных делений, начало двумерного плоскостного роста, пластинка заростка овальная, без выемки и многоклеточной меристемы, хорошо сохраняются нить протонемы и оболочка споры, взрослые незрелые гаметофиты, у которых еще не сформирована архегониальная подушка (v). Пластинка гаметофита языковидная с тупой верхушкой, реже имеет слабо выраженную выемку.

III период – дефинитивный – характеризуется переходом к объемному (трехмерному) росту. Формируется многослойная архегониальная подушка (жилка), возможно развитие архегониев. Пластинка заростка сердцевидная, с хорошо выраженной на верхушке выемкой и расположенной в ней многоклеточной меристемой. В зависимости от размеров гаметофитов, сохранности нитчатого участка, обилия гаметангиев, степени гофрированности "крыльев" дефинитивные заростки могут быть отнесены к молодым (d_1), средневозрастным (d_2) и стареющим (d_3).

IV период – сенильный (старческий) (s) – гаметофиты утрачивают меристематический участок, у них исчезает выемка, форма заростка становится округлой, характерна гофрированность крыльев. Гаметангии уже не образуются.

Как видно из описания онтогенеза гаметофитов, в качестве одного из возрастных (онтогенетических) признаков использовано образование архегониев, которые формируются лишь у дефи-

нитивных заростков, обладающих многослойными архегониальными подушками. Что же касается антеридиев, то они могут сформироваться на любом онтогенетическом этапе заростка, начиная с ювенильного. Еще Lagerberg (1907) обнаружил антеридии на трехклеточных ювенильных гаметофитах *Pteridium aquilenum*. Следовательно, заложение антеридиев в отличие от архегониев не может быть использовано в качестве возрастного (онтогенетического) признака.

ХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГАМЕТОФИТОВ

В 50-х годах нашего столетия было обнаружено, что субстрат, на котором выращивали гаметофиты Pteridium aquilinum, содержит вещество, стимулирующее заложение антеридиев на заростках как орляка, так и других папоротников (Döpp, 1950). Это вещество назвали антеридиогеном. В 70-х годах определили его химическую и структурную формулы (Naf et al., 1975). Оказалось, что оно близко к гиббереллoвой кислоте (гибереллину). Антеридиоген образуют гаметофиты не только *Pteridium*, но и других папоротников, например *Lygodium*, *Oniclea*, *Aneimia*. Правда, химически антеридиогены разных папоротников несколько отличаются друг от друга.

Продуцируют антеридиоген только дефинитивные крупные женские заростки с хорошо выраженной меристемой в выемке. Собственно меристема и продуцирует антеридиоген. Это было доказано и экспериментально (Naf et al., 1975). Исследователи вырезали у крупных женских заростков меристематические участки, после чего образование антеридиогена прекращалось. Экспериментально доказано, что крупные женские заростки, выделяющие антеридиоген в субстрат, способны химически воздействовать на другие заростки на расстоянии в несколько сантиметров и таким путем спровоцировать образование антеридиев у 1000 соседних более мелких (в первую очередь ювенильных) гаметофитов (Voeller, 1971). Действие антеридиогена проявляется в ускоренном формировании антеридиев у соседних гаметофитов, в торможении роста и развития ювенильных, имматурных и взрослых незрелых гаметофитов, в стимуляции прорастания спор в темноте.

Наиболее восприимчивы к антеридиогену j, im, v гаметофиты. Дефинитивные заростки вскоре после заложения многоклеточной меристемы, будучи источниками антеридиогена, практически перестают на него реагировать. Механизм потери чувствительности к антеридиогену объясняют выработкой особых антител у взрослых сердцевидных гаметофитов. В результате взаимных химических воздействий через субстрат, содержащий антеридиоген, возникают разные варианты онтогенеза гаметофитов. В лабораторных культурах обнаружены три основных варианта: 1) быстро развивающиеся однополые женские заростки (они служат главными источниками антеридиогена); 2) обоеполые протероандрические, онтогенез которых считается типичным; 3) неотенические нитчатые мужские, с замедленными темпами развития. Соотношение этих трех групп составляет примерно 25 : 75 : 5% (Naf et al, 1975).

Таким образом, в поселениях гаметофитов формируется сложная возрастно-половая структура, которая определяется внутрипопуляционными химическими взаимодействиями. Поступающий в субстрат экзогормон антеридиоген регулирует темпы морфогенеза и пол гаметофитов и тем самым способствует их онтогенетическому разнообразию и межзаростковому оплодотворению (Шорина, 1986, 1987). В сущности антеридиоген проявляет себя как феромон, т.е. вещество, переносящее биологическую информацию от особи к особи. Любопытно, что у папоротников, обладающих крупными долговечными гаметофитами (*Osmunda*, *Lygodium*, *Aneimia*), антеридиоген регулирует многократное заложение антеридиев на одном и том же заростке. В процессе эволюции гаметофитов, по-видимому, усиливалась роль антеридиогена в качестве феромона, влияющего на внутрипопуляционное разнообразие заростков (Naf et al., 1975).

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОСЕЛЕНИЙ ГАМЕТОФИТОВ

Сложная половая и возрастная структура популяций заростков была, как указано выше, неоднократно описана в лабораторных экспериментах (Naf, 1958; Naf et al., 1975), однако не изучена детально с учетом онтогенетических состояний гаметофитов. Мы исследовали в течение 9 мес. динамику возрастного и полового состава популяций *Polypodium vulgare* L. и *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. в лабораторных условиях (Шорина, 1987а, б) и установили, что в течение всего периода наблюдений лабораторные популяции имели сложную возрастную структуру. Онтогенетические спектры за 9 мес. изменились от левосторонних неполночленных (первые два месяца) к одновершинным с преобладанием взрослых незрелых и дефинитивных гаметофитов (3–7-й месяцы) и, наконец, к правосторонним, с господством стареющих дефинитивных и сенильных заростков (8–9-й месяцы). Таким образом, изменение онтогенетической структуры популяций продемонстрировало "малую волну" развития в понимании А.А. Уранова (1975).

Массовое формирование антеридиев наблюдалось у заростков всех онтогенетических состояний после того, как доля сердцевидных гаметофитов достигла у *Polypodium* 20%, а у *Phyllitis* – 40%. Обнаружена видовая специфичность исследованных популяций. Так, мужская фаза разви-

тия популяций у *Phyllitis* наступила на три недели раньше, чем у *Polypodium*.

Результаты исследований позволили сделать вывод о том, что методы популяционной биологии пригодны для анализа популяций полового поколения папоротников.

Возникает вопрос: имеет ли место подобная дифференциация заростков в природе. Ведь легко допустить (Работнов, 1978), что в природе редуценты биоценозов нейтрализуют действие экзогормонов типа антеридиогена и потому там отсутствуют эффекты, наблюдаемые в лабораторных условиях. Некоторые литературные данные подсказывают положительный ответ на поставленный вопрос. Так, A.Tryon (1964) в естественных местообитаниях *Platyzoma* в Австралии обнаружила резкие габитуальные отличия гаметофитов от нитевидных мужских до сердцевидных женских. Этот факт был истолкован как проявление тенденции к гетероспоровости. R. Tryon и G. Vitale (1977) закартировали природные поселения гаметофитов *Asplenium pimpinellifolium* и *Lygodium heterodoxum* в лесах Мексики. Взаимное размещение гаметофитов этих видов соответствовало концепции морфогенетического контроля антеридиогена: вокруг немногочисленных крупных женских заростков располагалось множество нитевидных мужских гаметофитов.

В 1986–1987 гг. мы исследовали возрастную структуру популяций гаметофитов *Athyrium filix-femina* и *Dryopteris carthusiana* в ельнике-кисличнике под Москвой (Шорина, 1991). В период вегетации наблюдения вели непосредственно в природе, в зимнее время изучали заростки в лаборатории на монолитах размером 4 × 4 × 2 см, вырезанных из гниющей древесины, на которой обитали гаметофиты. Результаты наблюдений показали, что популяции гаметофитов постоянно имеют сложную возрастную структуру. Временная изменчивость природных поселений заростков оказалась менее выраженной, чем в лабораторных условиях. У *Dryopteris carthusiana* онтогенетические спектры почти не менялись и оставались одновершинными с господством молодых незрелых гаметофитов (v) в течение всего двухлетнего срока наблюдений. У *Athyrium filix-femina* с весны до осени изменялись от левосторонних с преобладанием j, im, v заростков к правосторонним, с преобладанием дефинитивных. Омоложение популяций за зимние месяцы можно объяснить вегетативным размножением гаметофитов. Оно происходит в форме регенерации j- и im-заростков из краевых клеток отмирающих дефинитивных и сенильных гаметофитов (Шорина, 1991).

Эти наблюдения наводят на мысль о том, что в природе поселения гаметофитов могут долгие годы обитать на одном месте, поддерживая себя вегетативным путем. Такое предположение подтверждается данными Филлипса (Phillips, 1919, цит. по: Miller, 1968), который отмечал факт многолетнего существования в природе поселений гаметофитов на одних и тех же местах. Н.С. Барабанщикова (устное сообщение) во время наблюдений за фиксированными заростками *Athyrium filix-femina* в природных поселениях установила факт перезимовки отдельных гаметофитов.

Любопытно, что, по нашим данным, в старых (3–4-летних) лабораторных культурах, где преобладали регенерирующие заростки, онтогенетические спектры оставались сложными полночленными. Регенераты (т.е. гаметофиты вегетативного происхождения) формировали антеридии и архегонии, обеспечивая появление новых спорофитов. Вполне вероятно, что подобные варианты существования поселений гаметофитов имеют место не только в лаборатории, но и в природе.

ВЫВОДЫ

1. Онтогенез гаметофитов может быть подразделен на онтогенетические периоды и состояния на основе принципов дискретной периодизации онтогенеза, предложенных Т.А. Работновым и А.А. Урановым. Важный онтогенетический критерий гаметофитов – формирование архегониев. Образование антеридиев нельзя использовать как возрастной признак, поскольку оно определяется не онтогенетическим состоянием гаметофитов, а их внутрипопуляционными химическими взаимодействиями.

2. На ход онтогенеза гаметофитов влияют биологически активные вещества, выделяемые заростками в субстрат. Наиболее важную роль среди таких веществ играет антеридиоген, под воздействием которого возникает поливариантность онтогенезов, связанная с неотенией и ускоренным формированием антеридиев.

3. Как следствие дискретности и поливариантности онтогенеза возникает сложная половая и возрастная структура популяций гаметофитов, которая может быть исследована методами популяционной биологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров А.Е. Семейства Осмундовые, Полиподиевые // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 180–188, 205–208.

Гладкова В.Н. Семейства Адиантовые, Аспленевые, Циатейные, Матониевые // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 189–198, 202–204, 211–218, 222–236.

Гуреева И.И. Структура ценопопуляций крупнокорневищных папоротников // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. С. 125–128.

Гуреева И.И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций *Dryopteris expansa* (Aspidiaceae) коренных

сообществ Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 8. С. 54–64.

Комарова Т.А. Споровое возобновление папоротников на свежих гарях Сихотэ-Алиня // Бот.журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 215–220.

Лащинский Н.Н., Шорина Н.И. Онтогенез спорофита и структура ценопопуляций *Polystichum braunii* в черневой тайге Салаирского кряжа // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1985. № 2. С. 35–44.

Науялис И.И. О крупнопапоротниковых микрогруппировках хвойно-широколиственных лесов Подмосковья // Вест. МГУ. Сер. биол. 1977. № 1. С. 60–64.

Науялис И.И. Некоторые черты экологии проростков и ювенильных растений *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix mas* в хвойно-широколиственных лесах Московской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1979. Т. 84. Вып. 4. С. 55–63.

Науялис И.И. Женский кочедыжник и щитовник мужской как компоненты хвойно-широколиственных лесов Подмосковья // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1980. 17с.

Науялис И.И. Парцеллярные популяции кочедыжника женского и щитовника мужского в лесах Подмосковья // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1984. Т. 89. Вып. 6. С. 74–85.

Науялис И.И. Факторы формирования гаметовитов папоротников // Бот. журн. 1989а. Т. 74. № 6. С. 844–851.

Науялис И.И. Организация популяций гаметофитов папоротников // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 7. С. 994–1001.

Науялис И.И., Филин В.Ф. Щитовник мужской. Кочедыжник женский // Биологическая флора Московской. области. М.: МГУ, 1983. Вып. 7. С. 3–25, 26–40.

Попова Т.Н. Семейства Схизейные, Глейхениевые // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 183–189, 199–202.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.–Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 132–208.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: МГУ, 1978. 384с.

Серая Г.П., Комов С.В., Мыльников Н.М., Безденежная Н.Л. Особенности морфогенеза и возрастные состояния спорофитов некоторых видов крупнокорневищных лесных папоротников // Онтогенез травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1980. С. 91–101.

Серая Г.П., Комов С.В., Мыльников Н.М., Безденежная Н.Л. Сравнительный анализ структуры ценопопуляций крупнокорневищных папоротников Висимского заповедника // Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 49–57.

Уранов А.А. Возрастный спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // НДВШ. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Филин В.Р. Семейство Ужовниковые // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 171–175.

Шорина Н.И. Популяционная экология оплодотворения у папоротников // Гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез семенных растений, папоротников и мхов. Кишинев: Штиинца, 1986. С. 174.

Шорина Н.И. Возрастные состояния гаметофитов папоротников и возрастно-половая структура их популяций // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987а. С. 43–48.

Шорина Н.И. Сравнительная морфология и морфогенез гаметофитов равноспоровых папоротников // Материалы V Всесоюзной школы по теоретической морфологии растений. Львов, 1987б. С. 87–92.

Шорина Н.И. Двойственность популяционной экологии равноспоровых папоротников // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 180–198.

Atkinson L.R., Stokey A. Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns // Phytomorphology. 1964. V. 14. P. 51–70.

Bierhorst D.W. Morphology of vascular Plants. London – New Jork: The Macmillar Company, 1971. 560 p.

Döpp W. Eine Antheridien delguny bei Farnen fordernde Substant in den Prothallien von *Pteridium aquilinum* // Berichte Deut. Bot. Gesell. 1950. Bd. 63. S. 139–147.

Farrars D.R. Gametophytes of four tropical fern genera, reproducing indopendently of their sporophytes in the Southern Appalachians // Sciena. 1967. V. 155. № 3767. P. 1266–1267.

Lagerberg T. Zur Entwicklungs geschichte des *Pteridium aquilinum* // Arkiv for Botanik. 1907. Bd. 6. № 5. S. 1–27.

Miller J.H. Fern gametophytes as experimental material // Bot. Rek. 1968. V. 34. P. 361–440.

Naf U. On the physiology of antheridium formation in the bracken fern // Physiol. Plantarum. 1958. V. 11. № 10. P. 728–746.

Naf U., Nakanishi K., Endo M. On the physiology and chemistry of fern antheridiogen // Bot. Rev. 1975. V. 41. P. 315–359.

Najar B.K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // Bot. Rev. 1971. V. 37. P. 265–296.

Page C.N. Taxonomic evolution of the fern genus *Pteridium* and its active evolutionary state // Brachen biology and management. Inst. of Agricult. science. Ales. occ. publ. № 40. Sydney-Leeds, 1990. P. 23–34.

Rumsey F.J., Scheffield E. Inter-Generational ecological Niche, separation and independent Gametophyte phenomen // Pterydology in perspective. Eds Camus J.M., Gibby M., Johns R.J. Rojl Bot. Gard. Kew, 1996. P. 563–570.

Sato T. Phenology and wintering capacity of sporophytes and gametophytes // Ecologia. 1982. V. 55. № 1. P. 53–61.

Sato T., Sakai A. Gold tolerance of gametophytes and sporophytes of some cool tempetance ferns native to Hokkaido // Can. J. Bot. 1981. V. 59. № 5. P. 604–608.

Tryon A.F. Platyzoma. A Qucensland fern with incipient heterospory // Am. J. Bot. 1964. V. 51. P. 939–942.

Tryon R.M., Vitale G. Evidence for antheridiogen production and its mediation of mating system in natural populations of fern gametophytes // Bot. Jour. of the Linn. Society. 1977. V. 74. № 3. P. 243–249.

Voeller B.R. Developmental physiology of fern gametophythes. Relavance for Biology // Bioscience. 1971. V. 21. P. 266–276.

Wagner W.H., Sharp A.J. A remarkably reduced vascular plant in the United States // Science. 1963. V. 151. № 142. P. 1483–1484.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 188–196

УДК 582.542.1(211-17)

ФЕНОМЕН ПСЕВДОВИВИПАРИИ У АЛЬПИЙСКИХ И АРКТОМОНТАННЫХ ЗЛАКОВ (*Deschampsia* Beauv., *Festuca* L. и *Poa* L.)

© 2001 г. И. Е. Сарапульцев

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Как известно, наибольшее количество псевдовивипарных таксонов растений обитает в Арктике и в высокогорьях, составляя иногда заметную долю в локальных флорах и играя важную фитоценотическую роль. Комплекс псевдовивипарных таксонов представляет интерес как модель для изучения процессов гибридогенного видообразования, поскольку там оказались реализованы различные механизмы стабилизации генетических систем у гибридов в таких обширных таксономически сложных группах, как роды *Deschampsia*, *Festuca* и *Poa*. В данной работе собраны и проанализированы опубликованные сведения о таксономии, хромосомных числах и распространении ложноживородящих таксонов злаков в Арктике и приарктических горных системах.

Ключевые слова: псевдовивипария, эволюция, *Deschampsia*, *Festuca*, *Poa*.

Виды, регулярно размножающиеся половым путем, возможно, преобладают в составе земной биоты, однако разнообразные формы бесполого размножения чрезвычайно широко распространены во всех царствах органического мира. Так исторически сложилось, что основные положения эволюционного учения были сформулированы и интенсивно разрабатывались для раздельнополых организмов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Изучение популяционных процессов у преимущественно агамных таксонов пока находится на начальном этапе (Грант, 1984).

Настоящая работа представляет собой краткий обзор группы арктических и арктомонтанных злаков, у которых наблюдается явление ложного живорождения, или псевдовивипарии – образования в соцветии вместо цветков вегетативных диаспор, при этом уже сформированные части цветка претерпевают пролиферацию и преобразуются в листоподобные структуры (Pijl, 1969). Под истинной вивипарией понимают прорастание семян на материнском растении, как, например, у растений мангровых зарослей (Генкель, 1979).

Явление ложного живорождения известно у растений многих семейств (Alliaceae, Liliaceae, Agavaceae, Poaceae, Saxifragaceae, Polygonaceae) в Арктике, в высокогорьях обоих полушарий, в степях и полупустынях Евразии и Африки (Beetle, 1980; Elmqwist, Cox, 1996). Однако наибольшее распространение такой способ вегетативного размножения получил именно в Арктической области и связанных с ней горных системах. В локальных флорах высоких широт доля псевдовивипарных видов достигает 10%, в особых случаях – почти четверти состава флоры: 9 из 38 таксонов цветковых растений – на юге Шпицбергена, 6 из 57 – на самом северном участке суши России в арх. Земля Франца-Иосифа (Сафронова, 1983; Dubiel, Ziaja, 1993).

С чем связано широкое распространение псевдовивипарных растений в Арктике? Что известно об их популяционной структуре и насколько велико их генетическое разнообразие? Какова история возникновения и эволюционная судьба таких таксонов? Этот круг вопросов обсуждается в настоящем обзоре, при этом акцент сделан на систематизации сведений о таксономии, кариологии и географии ложноживородящих овсяниц, мятликов и луговика.

Генетическая основа феномена псевдовивипарии. Очевидно, что процесс развития частей цветка по нормальному или абортивному пути и индукция цветения определяются генетически, при этом внешние и внутренние факторы влияют на проявление признака. Действительно, у многих видов злаков умеренной зоны вегетативная пролиферация соцветия может вызываться сокращением продолжительности фотопериода в то время, когда происходит дифференцировка генеративного конуса нарастания (Nygren, 1949; Junttila, 1985). Показано (Heide, 1988), что, изменяя условия культивирования овсяницы (*Festuca vivipara*), можно сдвинуть соотношение нормальных цветков и вегетативных диаспор, а также увеличить жизнеспособность пыльцы. Примеры индуцированной пролиферации показывают, что существует универсальный генетический механизм, ответственный за нормальное развитие цветка и его метаморфоз, в частности за реверсию в вегетативный побег (Ma, 1994).

Способность к индуцированной пролиферации, обычная в семействе Poaceae, привела некоторых исследователей к мысли, что псевдовивипария – это экологический феномен, в большой степени подверженный действию среды, однако для ряда видов (в родах *Poa*, *Festuca* и др.) достоверно установлено, что вивипарность генетически детерминирована.

Гипотезы происхождения псевдовивипарных таксонов. Существуют две основные гипотезы происхождения таксонов, большинство или все представители которых обладают способностью к ложному живорождению. Гипотеза гибридогенеза, развивавшаяся С. Линдманом, основана на предположении, что каждый такой таксон – результат отдельного события межвидовой или межсекционной гибридизации, поэтому закономерно предположить его политопное происхождение, а каждый псевдовивипарный клон (генотип) рассматривать как независимо возникший гибрид. Таким образом, в систематическом плане такие таксоны должны рассматриваться как агрегат гибридных форм, объединенных происхождением от известных родительских видов (цит. по Lynge, 1923).

В рамках второй гипотезы ложноживородящие таксоны выступают как дериваты соответствующих невивипарных видов в ранге разновидности или иного внутривидового подразделения. При этом псевдовивипария выступает как один из важных морфофизиологических признаков, который наряду с другими служит для дискриминации внутривидовых таксонов (Скворцов, 1964; Цвелев, 1964, 1974а, б, 1976). Принимается, что гибридизация могла иметь место при формировании псевдовивипарного таксона, однако наряду с этим действовали и другие факторы, повлиявшие на его выживание и расселение (Scholander, 1934; Pils, 1985).

Обе гипотезы признают значение гибридогенеза в эволюции, что совершенно естественно для растений (Nannfeldt, 1937; Flovik, 1938; Muntzing, 1940; Грант, 1984). Однако если первая постулирует непрерывное продуцирование гибридов, то вторая единичный акт гибридизации сдвигает в эволюционное прошлое.

Род Овсяница (*Festuca* L.). Среди овсяниц Северного полушария имеются псевдовивипарные таксоны разного ранга (см. таблицу). С одной стороны, это "хорошие" виды, родственные *Festuca ovina*, – к ним относятся о. живородящая, живородящевидная и приснеговая (*F. vivipara*, *F. viviparoidea*, *F. chionobia*), которые имеют обширные непрерывные ареалы, где их морфологические признаки достаточно стабильны, с другой – многочисленные гибриды, для которых зачастую известен только один из родительских видов (Turesson, 1930; Scholander, 1934; Сипливинский, 1973).

F. vivipara – амфи-атлантический низкоарктический вид, который широко расселен на северо-западе Европы и проникает в Арктику (арх. Шпицберген и Гренландия). Реликтовые популяции этого вида имеются в большинстве горных систем Европы, хотя некоторыми исследователями они рассматриваются как ложноживородящие производные других видов, в частности *F. airoides* (Markgraf-Dannenberg, 1980).

Для *F. vivipara* известен ряд хромосомных чисел: 21, 28, 35, 42, 49. Специальными исследованиями, проведенными в Великобритании и Южной Норвегии, было установлено, что триплоидные растения о. живородящей – гибриды *F. vivipara* × *F. ovina* ($2n$ = 28 и 14 соответственно), они встречаются только в тех районах, а зачастую и в тех сообществах, где имеются популяции родительских видов (Watson, 1958; Salvesen, 1986). У гибридов по сравнению с тетраплоидными особями о. живородящей резко понижена жизнеспособность пыльцы, уменьшено образование нормальных цветков и практически нет семян, хотя у *F. vivipara* известны находки полноценных семян, а жизнеспособность пыльцы доходит до 86% (Jenkin, 1922; Turesson, 1930; Salvesen, 1986).

Различия в уровне плоидности у гренландских растений *F. vivipara* оказались скоррелированы с некоторыми морфологическими признаками (Frederiksen, 1974, 1981). По мнению Е.Б. Алексеева (1985), оправдано установление видового ранга для 28-хромосомной гренландской расы – *F. frederikseniae*. Имеются отдельные сборы этого вида из Скандинавии, так что, вероятно, там встречаются морфологически близкие тетраплоидные растения, не связанные в своем происхождении с популяцией из Гренландии (Salvesen, 1986).

На восток от п-ва Канина через Полярный Урал и западно-сибирскую тундру до п-ова Таймыр простирается арктическая часть ареала *F. viviparoidea*. В арктической Восточной Сибири этот вид не найден, он вновь появляется на Чукотке и доходит до северо-восточного побережья Гренландии. Как и *F. vivipara*, он проникает по горам далеко на юг Евразии (см. таблицу). Полиплоидный ряд (28, 49, 52, 56 и 63) показывает тенденцию к повышению по сравнению с о. живородящей. На западе Канады обитает эндемичный подвид *F. viviparoidea* subsp. *krajina*, который также расселяется очень далеко на юг (Pavlick, 1984).

Морфологические отличия *F. viviparoidea* от *F. vivipara* незначительны, но стабильны, а принимая во внимание непрерывный ареал и более высокие хромосомные числа (в основном 49 и 56, тогда как о. живородящая преимущественно тетраплоидна), этот таксон, несомненно, заслуживает видового ранга (Holmen, 1964; Pavlick, 1984; Алексеев, 1985).

Названия, синонимы, ареалы и известные хромосомные числа арктических и арктомонтанных псевдовивипарных таксонов овсяниц, луговиков и мятликов Северного полушария. Названия таксонов приведены по книге С.К. Черепанова (1995), по сводке Flora Europaea (Clarke, 1980; Edmondson, 1980; Markgraf-Dannenberg, 1980), а также по последним обработкам отдельных групп (Pavlick, 1984; Олонова, 1998)

Название таксона, его синонимы	Ареал и известные хромосомные числа
Festuca chionobia Egor. et Sipl. (*F. auriculata* Drob. subsp. *chionobia* (Egor. et Sipl.) Tzvel.).	**Ареал:** Байкальский хр., Становое нагорье: хребты Удокан, Кодар, Северо-Муйский, Южно-Муйский, Икатский (Пешкова, 1973), Северное Приамурье: хребты Эзоп, Дуссе-Алинь, Ям-Алинь и Баджал (Шлотгауэр, 1986), Алдано-Учурский хр. (Волотовский, Кузнецова, 1993); Алданское нагорье (Волотовский, 1991); хр. Сихотэ-Алинь (Вышин, 1985); о-в Карагинский (Харкевич и др., 1979)
F. viviparoidea Krajina ex Pavlick subsp. *viviparoidea* Pavlick (*F. vivipara* (L.) Smith subsp. *glabra* Frederiksen) (Pavlick, 1984).	$2n$ = 28 – плато Путорана (Крогулевич, Ростовцева, 1984), $2n$ = 49, 56, 63 – Аляска (Holmen, 1964; Johnson, Parker, 1968), $2n$ = 49, 56 – п-в Таймыр и Гренландия (Jorgensen et al., 1958; Жукова и др., 1973), $2n$ = 52 – Ю. Чукотка (Жукова, 1980), $2n$ = 28 и 56 – о. Врангеля (Петровский, Жукова,1981). **Ареал:** Югорский п-ов, о-ва Вайгач и Новая Земля, Полярный и Средний Урал (г.Денежкин Камень), Большеземельская тундра, хр. Пай-Хой, Тазовский и Гыданский п-ова (Скворцов, 1964; Цвелев, 1976; Ребристая, 1977; Морозов, Кулиев, 1994; Ребристая, Хитун, 1994), г. Бырранга, плато Путораны и сев.-зап. побережье Таймыра (Андрулайтис и др., 1976; Ходачек, Соколова, 1989; Кожевников, 1992), З. Саян, хр. Ергак-Таргак-Тайга (Красноборов, 1976), Байкальский хр. и В. Саян (Сипливинский, 1973), Ю. и В. Чукотка, север Камчатки (Алексеев, 1982; Коробков, Секретарева, 1997), Аляска и Юкон (Pavlick, 1984; Алексеев, 1985), о-в Элсмир, Канадский Арктический арх. (Aiken et al., 1996), Гренландия (Frederiksen, 1981)
F. viviparoidea Krajina ex Pavlick subsp. *krajina* Pavlick	**Ареал:** Канадские Кордильеры от Юкона до Ю. Альберты (50° с.ш.) (Pavlick, 1984)
F. vivipara (L.) Smith (*F. ovina* L. var. *vivipara* L.).	$2n$ = 21, 28, 42, 49 – арх. Шпицберген (Flovik, 1938), $2n$ = 21, 28, 42 – Скандинавия и Исландия (Turesson, 1930; Love, Love, 1956), $2n$ = 28 – Гренландия (Bocher, Larsen, 1950), $2n$ = 21, 28 – Великобритания и Ю. Норвегия (Hedberg, 1958; Watson, 1958; Salvesen, 1986), $2n$ = 28, 35 – Татры, Польша (Piotrowicz, 1954). **Ареал:** амфи-атлантический: Кольский п-ов, горная и арктическая Скандинавия, Великобритания, Фарерские о-ва, Исландия, В. Гренландия, арх. Шпицберген (Markgraf-Dannenberg, 1980). Вне Арктики: Восточные Альпы, Судеты, Карпаты (Pils, 1985), В. Саян, хр. Байкальский (Пешкова, 1973)
F. frederikseniae E. Alexeev (*F. vivipara* Smith var. *hirsuta* Scholander).	$2n$ = 28 – Ю. Гренландия и Норвегия (Bocher, Larsen, 1950; Frederiksen, 1974; Salvesen, 1986). **Ареал:** Ю. Гренландия, приатлантические р-ны США и Канады (Алексеев, 1985), Скандинавия (Salvesen, 1986)
F. airoides Lam. (*F. supina* Schur, *F. ovina* L. var. *supina* (Schur) Hackel).	$2n$ = 28, 42 – Европа (Markgraf-Dannenberg, 1980). **Ареал:** горы Европы от Карпат до Альп, псевдовивипарные растения спорадически встречаются по всему ареалу (Markgraf-Dannenberg, 1980)
F. prolifera (Piper) Fern. (*F. rubra* L. subsp. *prolifera* Piper).	$2n$ = ок. 70 – Британская Колумбия (Taylor, Mulligan, 1968), $2n$ = 50 – бореальная зона Северной Америки (Bowden, 1960). **Ареал:** сев.-вост. р-ны США и Канады. Одно местонахождение в горах Британской Колумбии (Fernald, 1933; Алексеев, 1985)
F. villosa-vivipara (Rosenvinge) E. Alexeev (*F. rubra* L. var. *mutica* f. *prolifera* Hylander).	$2n$ = 49 – Гренландия (Frederiksen, 1981). **Ареал:** Гренландия, спорадически в Норвегии
F. rubra L. × F. *vivipara* (L.) Smith agg. (Salvesen, 1986).	$2n$ = 42 – С. Норвегия (Knaben, Engelskjon, 1967), $2n$ = 49, 63 – США и Канада (Love, Love, 1966), $2n$ = 35, 49, ок. 63 – З. Норвегия (Salvesen, 1986). **Ареал:** известны сборы из Скандинавии, Шотландии и Канады
F. rubra subsp. *rubra* f. *vivipara*	Найден на Тазовском п-ове (Ребристая и др., 1989), псевдовивипарные растения с признаками, характерными для о. красной, неоднократно встречались нами на п-ове Ямал.

Таблица. Продолжение

Название таксона, его синонимы	Ареал и известные хромосомные числа
Deschampsia alpina (L.) Roem. et Schult. (*Aira alpina* L., *D. cespitosa* (L.) Beauv. subsp. *alpina* (L.) Tzvel.).	2*n* = 35–39 – о-в Колгуев (Соколовская, Стрелкова, 1960), 2*n* = 39, 41 и 49 – арх. Шпицберген (Flovik, 1938), 2*n* = 52 – юго-зап. Гренландия (Bocher, Larsen, 1950), 2*n* = 48, 52 и 56 – Скандинавия (Hagerup, 1939; Nygren, 1949). **Ареал** амфи-атлантический: сев.-зап. Лабрадор, юг Баффиновой Земли, Гренландия (южнее 70° с.ш.), арх. Шпицберген и З. Франца-Иосифа, Скандинавия, горы Шотландии, Хибины, п-ов Канин, арх. Новая Земля (обилен на северном, редок на южном острове), о-ва Вайгач и Колгуев (Андреев, 1931; Мишин, 1953; Цвелев, 1964; Clarke, 1980; Сафронова, 1983, 1990)
Poa arctica R. Br. var. *vivipara* Hook.	2*n* = 56 – Земля Пири, Гренландия (Holmen, 1952; Fredskild, 1966). **Ареал:** Гренландия, Скандинавия (Holmen, 1952; Цвелев, 1964), арх. Шпицберген, З. Франца-Иосифа и Северная Земля (Scholander, 1934; Сафронова, 1983; Ходачек, 1986), п-ов Таймыр (Андрулайтис и др., 1976; Ходачек, Соколова, 1989; Поспелова и др., 1997), Якутия, м. Святой Нос (Сафронова, 1982), Ю. и З. Чукотка, о-в Врангеля (Петровский, Плиева, 1985; Катенин, Секретарева, 1996; Коробков, Секретарева, 1997), Аляска (Hulten, 1942; Porsild, 1964)
P. lindebergii Tzvel. (*P. tolmatchewii* Roshev. var. *stricta* (Nannf.) Tzvel.).	**Ареал:** известно несколько местонахождений в удаленных друг от друга частях Арктики: на арх. Северная Земля (Ходачек, 1986), в низовьях р. Лены на хребте Туора-Сис и в горах в Норвегии, район Довре (Цвелев, 1976)
P. alpina subsp. *vivipara* (L.) Arcang. (*P. alpina* var. vivipara L., *P. alpina* subsp. *vivipara* (L.) Tzvel., *P. vivipara* Willd.).	2*n* = 26, 33, 34 – Швейцарские Альпы (Muntzing, 1940), 2*n* = 22, 23, 26, 28 – на известняках, 2*n* = 33–35 – на гранитах в Татрах, Польша (Skalinska, 1950), 2*n* = 32–40, 44, 42 + 4ff, 43, 49 – арх. Шпицберген (Flovik, 1938; Engelsjon, 1979), 2*n* = 32–40, 43, 49 – Норвегия (Engelsjon, 1979). **Ареал:** арх. Шпицберген и Новая Земля, Скандинавия, Шотландия, Исландия, горы Европы – Карпаты, Татры, Альпы (Scholander, 1934; Цвелев, 1964; 1976; Edmondson, 1980). На территории внеарктической Сибири известно одно местонахождение на В. Алтае: "в верхней части склонов Чапчальского хр., каменистая тундра, 50°40′ с.ш., 59°13′ в.д., 2600 м, N 247, 1/VIII 1935 г. М.Х." (Олонова, 1998). Еще одна точка в Карской тундре: "Нерусовей-яха. р. Кара у устья, влажная доломитовая скала. Сукачев 16.07.1909. LE". Приводится Хультеном для Аляски (Hulten, 1942)
P. smirnovii subsp. *polozhinae* (Revjakina) Olon. (*P. alpina* var. *saposhnikovii* Serg., *P. smirnovii* Roshev. var. *vivipara* Malysch.).	**Ареал:** Алтай – хребты Катунский и Куркуре (Галанин и др., 1979; Ревушкин, 1988), В. Саян, Кузнецкий Алатау (Малышев, 1968), Республика Тува (Олонова, 1998)
P. alpigena × *P.arctica* Lindm.	2n = 56 – В. Чукотка (Юрцев, Жукова, 1978). **Ареал:** арх. Новая Земля и п-в Чукотка (Lynge, 1923)
P. alpina × *P. arctica* Lindm.	**Ареал:** спорадически встречается в арктической Скандинавии, на Полярном Урале: "у подножья горы Шлем, ст. Полярный Урал. 08.08.1965, Игошина, Цвелев. LE", "Seida-Labotnangi, 24. 07. 1960, Mannik. LE" (Цвелев, 1964)
P. × *jemtlandica* (Almq.) K. Richter (*P. flexuosa* × *P.alpina*).	2*n* = 36, 37 Европа (Love, Love, 1948; Edmondson, 1980). **Ареал:** горная и арктическая Скандинавия, Шотландия
P. × *herjedalica* H. Sm. (*P. alpigena* × *P. alpina* Lindm.).	2*n* = 54 и 47–80 (Love, Love, 1948; Nygren, 1950). **Ареал:** Скандинавия, арх. Новая Земля (Lynge, 1923; Edmondson, 1980), в низовьях р. Печоры (Цвелев, 1974б)
P. × *nobilis* Skalinska (*P. granitica* × *P. alpina*).	2*n* = 80 (Edmondson, 1980). **Ареал:** эндем Южной Польши (Татры)
P. granitica subsp. *granitica* Br.-Bl.	2*n* = 46–56, 64, 67, 71, 72, 80, 94 (Skalinska, 1950; Hadac, Haskova, 1956; Skalinska et al., 1957). **Ареал:** эндем З. Карпат (Edmondson, 1980)
P. malacantha Kom. (*P. hispidula* var. *vivipara* Hulten, *P. komarovii* var. *vivipara* Roshev.).	2*n* = 62 – В. Чукотка (Юрцев, Жукова, 1978). **Ареал:** бассейн р. Анадырь и бухта Провидения, п-в Камчатка, Аляска и Юкон, Курильские о-ва (Hulten, 1942; Цвелев, 1964), на Командорских и Алеутских о-вах представлен исключительно псевдовивипарной формой (Пробатова, 1971)

Таблица. Окончание

Название таксона, его синонимы	Ареал и известные хромосомные числа
P. platyantha Kom. (*P. platyantha* f. *vivipara* Kom.).	**Ареал:** семенная форма – по всему внеарктическому Дальнему Востоку, на Камчатке изредка встречается псевдовивипарная (Пробатова, 1971)
P. alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovski (*P. pratensis* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel., *P. alpigena* var. *vivipara* (Malmgr.) Scholander), *P. alpigena* var. *colpodea* (Th. Fries) Scholander, *P. rigens* C.Hartm. subsp. *colpodea* (Th. Fries) D.Love, *P. alpigena* f. *vivipara* Roshev.).	$2n$ = 37 – Канадский Арктический арх. (Hedberg, 1967), $2n$ = 35 – Земля Пири, Гренландия (Holmen, 1952), $2n$ = 35 + 3b – В. Гренландия (Jorgensen et al., 1958), $2n$ = 42 + 4b, 51 + 5b, 61 – Шпицберген (Flovik, 1938; Engelsjon, 1979), $2n$ = 56 – бассейны рр. Усы и Индигирки, п-ва Ямал и Чукотка, о-в Врангеля (Жукова, 1968; Соколовская, 1970; Жукова и др., 1977; Сарапульцев, 1998), $2n$ = 42 – п-ов Чукотка и о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1978), $2n$ = 66, 71, 72 – Норвегия (Engelsjon, 1979), $2n$ = 38–80 – С. Швеция (Nygren, 1950). **Ареал**: циркумполярный высокоарктический (до крайнего северного предела распространения цветковых растений), в зону лесотундры практически не заходит (Holmen, 1952; Цвелев, 1964; Сафронова, 1983). Найден в трех точках в В. Сибири на Баргузинском и Южно-Муйском хребтах (Сипливинский, 1966)
P. sublanata subsp. *vivipara* (Tzvel.) Olon. (*P. sublanata* var. *vivipara* Tzvel.).	$2n$ = 42–49, 52, 54 – п-ова Ямал и Тазовский (Сарапульцев, 1998). **Ареал:** о. Колгуев ("о. Колгуев, песчаная терраса в долине р.Песчаной, между амбарами. 9.09.1936, А. Верличенко. LE"), Большеземельская тундра ("Бассейн р. Коротаихи, левый берег в 3 км от устья р. Юр-Яги. Редкозлаковый поемный луг. 28.8.1931. Андреев, Савкина. LE"), п-ова Ямал, Тазовский и Гыданский, низовья рр. Енисея, Б. Хеты и Лены (Цвелев, 1964)
P. beringiana Probat. var *vivipara* Probat. (*P. glauca* Vahl subsp. *beringiana* Probat.).	**Ареал:** одно местонахождение на Камчатке, Елизовский район (Пробатова, 1984)
P. vrangelica Tzvel. (*P. hartzii* Gand. var. *vrangelica* (Tzvel.) Probat.).	$2n$ = 49, 56 – о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1978; 1981). **Ареал:** эндем о. Врангеля (Цвелев, 1976)
P. pekulnejensis Jurtz. et Tzvel. (*P. glauca* Vahl var *pekulnejensis* (Jurtz. et Tzvel.) Probat.).	**Ареал:** эндем Ю. Чукотки: хр. Пекульней и р. Сох (Цвелев, Юрцев, 1980; Пробатова, 1984; Коробков, Секретарева, 1997).

Третий вид, *F. chionobia*, обитает в горных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока от Прибайкалья на западе, где известна находка в том же районе, что и *F. viviparoidea* (Байкальский хр.), до северного Сихотэ-Алиня и о-ва Карагинский вблизи восточного побережья Камчатки (Пешкова, 1973; Алексеев, 1982). По анатомическому строению листовых пластинок этот вид близок к *F. auriculata*, так что одно время он считался псевдовивипарным подвидом последнего (Цвелев, 1976). Есть указания, что в единичных известных местонахождениях на Дальнем Востоке он встречается только совместно с *F. auriculata*, и наоборот, на Становом нагорье о. приснеговая обитает в экстремальных по экологическим условиям местообитаниях, где не выживают другие виды овсяниц (Сипливинский, 1973; Алексеев, 1982).

Если первые три вида овсяниц родственны о. овечьей, то в комплексе *F. rubra* s.l. наблюдается появление спорадически встречающихся гибридогенных форм, где один из родительских видов – о. красная, второй в различных частях ареала, вероятно, разный. Дополнительную сложность этому комплексу придает то, что о. красная предрасположена к спонтанному образованию псевдовивипарных растений – нередки находки (гораздо чаще, чем у прочих овсяниц) пролиферировавших побегов по всему голарктическому ареалу вида (Aiken et al., 1988; Ребристая и др., 1989).

Как агрегат гибридных форм *F. rubra* × *F. vivipara* рассматривалась Сальвесеном (Salvesen, 1986) совокупность псевдовивипарных растений, изученных им в Великобритании и Норвегии ($2n$ = 35, 49 и около 63). Те же хромосомные числа приводятся для этого предполагаемого гибрида для Исландии и Северной Америки (Love, Love, 1966), в Северной Норвегии установлено еще одно значение $2n$ = 42 (Knaben, Engelskjon, 1967). В Европе и Гренландии такие растения довольно редки, но на северо-востоке Северной Америки они обычны, где и были описаны Ферналдом в качестве самостоятельного вида *F. prolifera* (Jenkin, 1922; Fernald, 1933; Scholander, 1934; Salvesen, 1986). Похожее растение было найдено на о-ве Врангеля, но, судя по тому, что оно оказалось тетраплоидным, это все же *F. viviparoidea*, под этим названием мы приводим его в таблице (Петровский, Жукова, 1978).

Следуя современной тенденции в систематике, Е.Б. Алексеев (1985) описал предполагаемый ги-

брид *F. rubra* × *F. vivipara* под названием *F. villosa-vivipara* и отнес к нему ряд растений из Гренландии и Норвегии ($2n = 49$).

Исследования материала со всего ареала *F. prolifera* показали, что, хотя вид хорошо отличается от других арктических псевдовивипарных овсяниц, внутривидовая изменчивость по многим таксономически важным признакам огромна, например длина пыльника варьирует в диапазоне 0.3–3.4 мм (Aiken et al., 1988). Авторы считают *F. prolifera* совокупностью гибридных форм и негибридогенных псевдовивипарных дериватов о. красной, входящих в агрегат *F. rubra* s.l.

Резюмируя обзор рода *Festuca*, отметим, что имеет место некоторая изменчивость морфологических и кариотипических характеристик в совокупности арктических псевдовивипарных овсяниц, которая позволяет подразделять ее на таксоны разного ранга, в том числе и видового, а наличие гибридных форм подтверждается как изучением гербарного материала, так и прямыми наблюдениями в полевых условиях.

Род *Deschampsia* Beauv. Луговик альпийский *Deschampsia alpina* – пример "хорошего" вида, для которого трудно предположить предковый вид. Так он и рассматривался Н.Н. Цвелевым (1964), с оговоркой, что таксон может быть псевдовивипарной разновидностью *D. brevifolia* R. Br. Позже, однако, возникли сомнения в его самостоятельности, и он был присоединен в ранге подвида к *D. caespitosa* (L.) Beauv. (Цвелев, 1974б, 1976; Clarke, 1980). От всех упомянутых выше таксонов л. альпийский отличается наибольшей степенью подавления генеративной сферы – у него не только не зафиксировано образование семян, но и формирование цветков отмечено как редкость (Scholander, 1934; Мишин, 1953). Длинный ряд известных хромосомных чисел включает как эуплоидные, так и анеуплоидные значения (см. таблицу), что свидетельствует о нестабильности процессов развития (Flovik, 1938).

Род *Poa* L. Псевдовивипарные мятлики – наиболее многочисленная и систематически сложная группа арктических ложноживородящих злаков. В отличие от овсяниц и луговика у мятликов нет ни одного хорошо определенного вида, размножающегося псевдовивипарно, как правило, это – предполагаемые гибриды или внутривидовые таксоны невивипарных видов. Большинство таксонов – 15 из 17 – относится к типовой секции рода, *P. pekulnejensis* входит в секцию Stenopoa Dum., а *P. vrangelica* – в Abbreviatae Nannf. (Цвелев, 1974а). То, что псевдовивипарные мятлики принадлежат к одному из наиболее крупных и динамичных внутривидовых комплексов, где активно происходят процессы гибридогенеза и генетические межвидовые барьеры еще не оформились окончательно, свидетельствует, на наш взгляд, об их гибридогенном происхождении (5 из 15 таксонов описаны как гибриды или гибридогенные виды!).

Другая важная особенность рода мятлик – нередкость различных вариантов апомиктического размножения, которые ответственны за высокую кариотипическую изменчивость таких видов, как м. луговой, альпийский или альпигенный (см. таблицу) (Nannfeldt, 1937; Muntzing, 1940; Nygren, 1950; Батыгина, Маметьева, 1979).

Распространение псевдовивипарных таксонов, родственных м. альпийскому (*P. smirnovii* subsp. *polozhinae*, *P. granitica*, *P.* × *nobilis*, *P.* × *herjedalica*, *P.* × *jemtlandica*, *P. alpina* × *arctica*), ограничено ареалом *P. alpina* s.l., не является исключением даже южно-сибирский м. Смирнова (Цвелев, 1964; Edmondson, 1980). Это в основном эндемичные таксоны, обитающие в отдельных горных районах, они не имеют выраженного хиатуса по морфологическим признакам, а хромосомные числа высоки у всех. Возможно, все они представляют собой локальные расы одного вида. Собственно *P. alpina* subsp. *vivipara* – настолько морфологически разнообразный европейский подвид, что с уверенностью отождествлять с ним растения, однократно найденные на Алтае, наверно, неправильно (Олонова, 1998).

Дальневосточные виды *P. malacantha* и *P. platyantha* морфологически и экологически близки к *P. alpina*, но степень их родства остается неясной, специальные исследования по биологии этих видов не проводились. Также непонятно происхождение двух эндемичных полностью псевдовивипарных видов *P. vrangelica* и *P. pekulnejensis*: первый найден только на о. Врангеля, второй – в двух точках в горах Чукотки. По некоторым признакам они сближаются соответственно с *P. hartzii* и *P. glauca*, но, поскольку таксономически важными являются признаки цветковых чешуй, сделать какие-то определенные выводы, основываясь лишь на морфологии, невозможно.

Иная ситуация у таксонов, родственных м. луговому, – *P. alpigena* subsp. *colpodea* и *P. sublanata*. Это широкоареальные виды: первый – циркумполярный, второй – сибирский, в пределах своих ареалов очень обычные, играющие заметную роль в составе различных фитоценозов в тундровой зоне. Как показали наши исследования, в западно-сибирских гипоарктических тундрах популяции данных таксонов объединяют как семенные, так и ложноживородящие растения, последние регулярно дают полноценные семена, а признак вивипарности при этом наследуется и проявляется у части семенных потомков первого поколения (Сарапульцев, 1998). Однако уже на южной границе арктических тундр имеет место четкое разделение популяций типового и псевдовивипарного таксонов – они занимают разные местообитания, появляются морфологические (габитуальные) различия, а еще севернее сохраняются лишь вегетативно размножающиеся растения. Справедливо, на наш взгляд, мнение о том, что следует различать высокоарктический *P. alpigena* subsp. *colpodea*,

включив в него и псевдовивипарную разновидность, и *P. alpigena* subsp. *alpigena* – арктомонтанный гипоарктический подвид (Porsild, 1955).

Еще более широко расселенный м. арктический также имеет псевдовивипарную разновидность. Она встречается редко, но практически во всех районах Арктики; из-за континуума морфологических признаков вегетативной сферы у *P. arctica* и *P. alpigena* за нее иногда принимались экземпляры последнего или гибриды между этими видами (*P. lindebergii*, *P. alpigena* × *P. arctica*) (Scholander, 1934).

Таким образом, у мятликов, как и у овсяниц, есть хорошо определенные самостоятельные псевдовивипарные таксоны, в том числе и видового ранга, гибридогенные эндемичные таксоны и сложные агрегаты гибридных форм, которые пополняются за счет гибридов, постоянно возникающих в районах совместного произрастания предковых видов.

Популяционная структура псевдовивипарных злаков в Арктике. На крайнем северном пределе расселения цветковых растений современные климатические условия неблагоприятны для нормального семенного размножения, поэтому неудивительно, что дальше на север смогли проникнуть именно псевдовивипарные *P. alpigena* subsp. *colpodea*, *D. alpina*, *F. viviparoidea* (Holmen, 1952; Сафронова, 1983; Aiken et al., 1996). В эволюционной перспективе такое свойство, как замещение вегетативным размножением семенного, – очевидный тупик, поскольку приводит к утрате генетического разнообразия и снижению приспособленности в районах с менее экстремальными условиями среды.

На примере выбранных нами псевдовивипарных злаков можно проследить этапы стабилизации генетической системы и возврата к половому размножению. Исходно это полностью стерильные гибриды, затем часть цветков в соцветии развивается нормально, следующий этап – появление фертильной пыльцы, когда псевдовивипарный вид выступает как отцовский предок при гибридизации, и, наконец, – образование нормальных семян. У *F. vivipara*, *P. granitica*, *P. sublanata* и *P. alpigena* регулярно образуются семена в смешанных метелках, у двух последних всхожесть семян псевдовивипарных растений была выше, чем у совместно растущих семенных (Skalinska, 1950; Сарапульцев, 1996).

Эволюционная судьба таксона отражается в его популяционной структуре. Наиболее эволюционно продвинутые псевдовивипарные виды имеют обширные ареалы, их популяции обладают значительным генетическим разнообразием, а репродуктивная стратегия предполагает баланс между семенным и вегетативным размножением.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ № 00-04-48261.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Е.Б. Род овсяница (*Festuca* L., Poaceae) на Дальнем Востоке // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1982. Т. 19. С. 6–45.

Алексеев Е.Б. Овсяницы (*Festuca* L., Poaceae) Аляски и Канады // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1985. Т. 22. С. 5–35.

Андреев В.Н. Материал к флоре северного Канина // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1931. Вып. 23. С. 147–196.

Андрулайтис С.Ю., Водопьянова Н.С., Иванова М.М., Киселева А.А., Малышев Л.И., Петроченко Ю.Н. Состав флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976. С. 40–162.

Батыгина Т.Б., Маметьева Т.Б. Различные типы апомиксиса на примере *Poa pratensis* L. // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1979. С. 89–95.

Волотовский К.А. Новые и редкие виды флоры Алданского нагорья и Станового хребта (Южная Якутия) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 466–472.

Волотовский К.А., Кузнецова Л.В. Флористические находки на Алданском нагорье и хребте Токинский становик // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 11. С. 88–92.

Вышин И.Б. Новые и редкие виды сосудистых растений Сихотэ-Алиня // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 838–843.

Галанин А.В., Золотухин Н.И., Марина Л.В. Конспект флоры хребта Куркуру (Восточный Алтай) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 623–634.

Генкель П.А. К познанию вивипарии в растительном мире // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40. № 1. С. 60–66.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Жукова П.Г. Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 3. С. 365–368.

Жукова П.Г. Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 51–59.

Жукова П.Г., Коробков А.А., Тихонова А.Д. Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 229–234.

Жукова П.Г., Петровский В.В., Плиева Т.В. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1331–1342.

Катенин А.Е., Секретарева Н.А. Положение южной части Чукотского полуострова в системе флористического районирования Чукотки // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 66–81.

Кожевников Ю.П. Сосудистые растения бассейна реки Большая Боотанкага (Горы Бырранга) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 39–51.

Коробков А.А., Секретарева Н.А. Флора хребта Пекульней (Южная Чукотка) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 81–101.

Красноборов И.М. Род *Festuca* L. // Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. С. 62–65.

Крогулевич Р.Е., Ростовцева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1984. 286 с.

Малышев Л.И. *Poa* L. // Определитель высокогорных растений южной Сибири. Л.: Наука, 1968. С. 48–53.

Мишин Б.А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 113 с.

Морозов В.В., Кулиев А.Н. Флористические находки в тундрах северо-востока европейской России // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 76–85.

Олонова М.В. Система и конспект мятликов (*Poa* L.) Сибири // Turczaninowia. 1998. Т. 1. Вып. 4. С. 5–19.

Петровский В.В., Жукова П.Г. Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля. // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1258–1272.

Петровский В.В., Жукова П.Г. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 380–387.

Петровский В.В., Плиева Т.В. Новинки во флоре Западной Чукотки // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1985. Т. 22. С. 261–263.

Пешкова Г.А. Заметки о злаках Средней Сибири // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1973. Т. 10. С. 60–67.

Поспелова Е.Б., Куваев В.Б., Поспелов И.Н. Флора сосудистых растений юго-восточной части заповедника "Таймырский" (среднее течение реки Логаты) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 74–85.

Пробатова Н.С. Новые виды мятликов (*Poa* L.) с Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. М.; Л.: Наука, 1971. Т. 8. С. 25–57.

Пробатова Н.С. Новые таксоны сем. Poaceae с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 251–259.

Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с.

Ребристая О.В., Творогов В.А., Хитун О.В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22–34.

Ребристая О.В., Хитун О.В. Флора сосудистых растений низовьев реки Чугорьяхи (юго-западная часть Гыданского полуострова, западносибирская Арктика) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 68–77.

Ревушкин А.С. Высокогорная флора Алтая. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1988. 320 с.

Сарапульцев И.Е. Репродуктивная биология двух арктических видов мятлика // Экология. 1996. № 5. С. 345–349.

Сарапульцев И.Е. Популяционная структура псевдовивипарных арктических злаков (*Poa alpigena* (Blytt) Lindm. и *P. sublanata* Reverd.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1998. 26 с.

Сафронова И.Н. Материалы к флоре района мыса Святой Нос (Арктическая Якутия) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 12. С. 1660–1669.

Сафронова И.Н. Материалы к флоре островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 4. С. 513–519.

Сафронова И.Н. Флора острова Колгуев // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1538–1547.

Сипливинский В.Н. Флористические находки в Северо-Восточном Прибайкалье // Новости систематики высших растений. М.; Л.: Наука, 1966. Т. 3. С. 272–291.

Сипливинский В.Н. Вивипарные овсяницы (*Festuca* L.) внеарктической Сибири // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1973. Т. 10. С. 11–19.

Скворцов А.К. Род *Festuca* L. // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 2. С. 208–223.

Соколовская А.П. Кариологическое исследование флоры бассейна р. Усы (Коми АССР) // Вестн. ЛГУ, сер. биол. 1970. № 9. С. 106–114.

Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евроазиатской Арктике // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 370–381.

Тимофеев-Ресовский Н.В, Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.

Харкевич С.С., Буч Т.Г., Баркалов В.Ю., Горшков М.Ю., Кожевников А.Е. Дополнения к флоре сосудистых растений острова Карагинский (Берингово море) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 680–692.

Ходачек Е.А. Основные растительные сообщества западной части острова Октябрьской революции (Северная Земля) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1628–1638.

Ходачек Е.А., Соколова М.В. Флора северо-западного побережья Таймыра (мыс Стерлигова) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1267–1278.

Цвелев Н.Н. Роды *Deschampsia* Beauv. и *Poa* L. // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 2. С. 77–92; 112–162.

Цвелев Н.Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1974а. Т. 11. С. 24–41.

Цвелев Н.Н. Роды *Deschampsia* Beauv. и *Poa* L. // Флора Северо-востока Европейской части СССР. М.: Наука, 1974б. Т. 1. С. 139–143; 188–200.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. М.: Наука, 1976. 788 с.

Цвелев Н.Н., Юрцев Б.А. Новый вид и подвид рода *Poa* (Poaceae) с Южной Чукотки // Бот.журн. 1980. Т. 65. № 10. С. 1465–1466.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Шлотгауэр С.Д. Новые и редкие виды высокогорий центральной части Советского Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1986. Т. 23. С. 263–270.

Юрцев Б.А., Жукова П.Г. Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1132–1144.

Aiken S.G., Darbyshire S.J., Lefkovitch L.P., Armstrong K.C. Vegetative proliferation in inflorescences of red fescue (*Festuca rubra* s.l., Poaceae) // Can. J. Bot. 1988. V. 66. № 1. P. 1–10

Aiken S.G., Consaul L.L., Dallwitz M. J. Grasses of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval. Version: 23rd December 1996. URL http://www.keil.ukans.edu/delta/.

Beetle A.A. Vivipary, proliferation and phyllody in grasses // J. Range Managment. 1980. V. 33. P. 256–261.

Bocher T.W., Larsen K. Chromosome numbers of some arctic or boreal flowering plants // Meddel. Gronland. 1950. Bd. 147. № 6. P. 1–32.

Bowden W.M. Chromosome notes and taxonomic notes on northern grasses, 2. // Can. J. Bot. 1960. V. 38. P. 541–557.

Clarke G.C.S. Deschampsia Beauv. // Eds Tutin T.C. et al. Flora Europaea. Cambridge, 1980.V. 5. P. 225–227.

Dubiel E., Ziaja W. Contribution to the vascular plant flora of Sorkapp land (Spitsbergen) // Polish Bot. Stud. 1993. V. 5. P. 49–51.

Edmondson J.R. Poa L. // Eds Tutin T.C. et al. Flora Europaea. Cambridge, 1980. V. 5. P. 159–167.

Elmqwist T., Cox P.A. The evolution of vivipary in flowering plants // Oikos. 1996. V. 77. P. 3–9.

Engelsjon T. Chromosome numbers in vascular plants from Norway, including Svalbard // Opera Bot. 1979. V. 52. P. 1–38.

Fernald M.L. Recent discoveries in the Newfoundland flora. III. // Rhodora. 1933. V. 35. P. 127–140.

Flovik K. Cytological studies in arctic grasses // Hereditas. 1938. V. 24. P. 296–301.

Frederiksen S. Studies on viviparous *Festuca* in South Greenland // Bot. Tidskrift. 1974. V. 69. № 1. P. 52–57.

Frederiksen S. Festuca vivipara (Poaceae) in the North Atlantic area // Nord. J. Bot. 1981. V. 1. № 3. P. 277–292.

Fredskild B. Contribution to the flora of Peary Land, North Greenland // Meddel. Gronland. 1966. Bd. 178. № 2. P. 1–23.

Hadac E., Haskova V. Taxonomicke poznamky o tatranskych rostlinach ve vztahu k jejich cytologii // Biologia (Bratislava). 1956. V. 11. № 12. P. 717–723.

Hagerup O. Studies on the significance of polyploidy. III. *Deschampsia* and *Aira* // Hereditas. 1939. V. 25. № 2. P. 185–192.

Hedberg O. Cyto-taxanomic studies in Scottish mountain plants, notably *Deschampsia caespitosa* (L.) P.B., s.lat. // Svensk Bot. Tidskr. 1958. V. 55. №.1. P. 17–62.

Hedberg O. Chromosome numbers of vascular plants from arctic and subarctic North America // Ark. Bot. (Stockholm). 1967. V. 6. P. 309–326.

Heide O.M. Environmental modification of flowering and viviparous proliferation in *Festuca vivipara* and *Festuca ovina* // Oikos. 1988. V. 51. P. 171–178.

Holmen K. Cytological studies in the flora of Peary Land, North Greenland // Meddel. Gronland. 1952. Bd. 128. № 5. P. 1–40.

Holmen K. Cytotaxonomical studies in the arctic Alaskan flora. The genus *Festuca* (Gramineae) // Bot. Not. 1964. V. 117. № 1. P. 109–118.

Hulten E. Flora of Alaska and Yukon // Lund Univ. Arsskrift. 1942. Bd.38. № 2. P. 1–412.

Jenkin T.J. Notes of vivipary in *Festuca ovina* // Bot. Soc. Exchange Club Brit. Isles, Report for 1921. 1922. V. 6. P. 418–432.

Johnson A.W., Parker J.G. Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N.W. Alaska // Bot. Not. 1968. V. 121. P. 403–456.

Jorgensen C.A., Sorensen Th.,Westergaard M. The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey // Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. 1958. V.9. № 4. P. 29–31.

Junttila O. Experimental control of flowering and vivipary in timothy *Phleum pratense* // Physiol. Plant. 1985. V. 63. P. 35–42.

Knaben G., Engelskjon T. Chromosome numbers of Scandinavian arctic-alpine plant species. II. // Acta Borealia, Sect.A. Scientia. 1967. V. 21. P. 1–50.

Love A., Love D. Chromosome numbers of northern plant species // Rep. Dep. Agric. Univ. Inst. Appl. Sci. (Iceland). Ser. Biol. 1948. V. 3. P. 9–131.

Love A., Love D. Cytotaxonomic conspectus of the Icelandic Flora // Acta Horti Gotoburg (Goteborg). 1956. V. 20. № 4. P. 65–290.

Love A., Love D. Chromosome numbers of central and northwest European plant species // Opera Bot. 1961. V. 5. № 1. P. 1–581.

Love A., Love D. Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of mount Washington // Univ. of Colorado Studies. Ser. Biol. 1966. V. 24. P. 1–74.

Lynge B. Vascular plants from Novaya Zemlya. Kristiania, 1923. 151 p.

Ma H. The unfolding drama of flower development: recent results from genetic and molecular analyses // Genes and Development. 1994. V.8. P. 745–756.

Markgraf-Dannenberg I. Festuca L. // Eds Tutin T.C. et al. Flora Europaea. Cambridge, 1980. V. 5. P. 125–153.

Mosquin T., Hayley D. Chromosome numbers and taxonomy of some canadian plants // Can. J. Bot. 1966. V. 44. № 9. P. 1209–1218.

Muntzing A. Further studies on apomixis and sexuality in Poa // Hereditas. 1940. V. 26. P. 115–130.

Nannfeldt I. On *Poa jemtlandica* (Almqu.) Ritch., its distribution and possible origin. A criticism of the theory of hybridisation as the cause of vivipary // Bot. Not. 1937. V. 3. P. 1–27.

Nygren A. Studies on vivipary in the genus *Deschampsia* // Hereditas. 1949. V. 35. P. 27–32.

Nygren A. Cytological and embryological studies in Arctic Poae // Symb. Bot. Uppsal. 1950. V. 10. № 4. P. 1–64.

Packer J.G., McPherson G.D. Chromosome numbers in some vascular plants from northern Canada // Can. J. Bot. 1974. V. 52. № 5. P. 1095–1099.

Pavlick L.E. Studies on the *Festuca ovina* complex in the Canadian Cordillera // Can. J. Bot. 1984. V. 62. P. 2448–2462.

Pijl L., van der. Principles of dispersal in higher plants. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1969. 154 p.

Pils G. Das *Festuca* vivipara problem in den Alpen // Plant Syst. Evol. 1985. V. 149. P. 19–45

Piotrowicz M. Badania cytologiczne; anatomiczne nad zyworodnymi formami z grupy *Festuca ovina* L. // Acta Soc. Bot. Pol. 1954. V. 23. № 1. P. 43–58.

Porsild A.E. The vascular plants of the western Canadian arctic archipelago // Bull. Nat. Mus. Canada. 1955. № 135. P. 1–226.

Porsild A.E. Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. 2nd ed. revised // Nat. Bull. Mus. Canada. 1964. № 146. P. 1–211.

Salvesen P.H. Festuca vivipara (L.) Sm. in Southern Norvay, infraspecific differentiation and systematic affinities // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. 1986. V. 27. № 2. P. 155–167.

Scholander P.F. Vascular plants of northern Svalbard // Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1934. № 62. P. 1–155.

Skalinska M. Studies in chromosome numbers of Polish angiosperms // Acta Soc. Bot. Pol. 1950. V. 20. P. 45–68.

Skalinska M., Banach-Pogan E., Wcislo H. et al. Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms // Acta Soc. Bot. Pol. 1957. V. 26. P. 215–245.

Taylor R.L., Mulligan G.A. Flora of the Queen Sharlotte Islands. Pt. 2. Cytological aspects of the vascular plants. Ottawa, Research branch Canada Dept. Agricult. Monogr. 1968. V. 10. 148 p.

Turesson G. Studien uber *Festuca ovina* L. II. Chromosomenzalt und viviparie // Hereditas. 1930. V. 13. P. 177–184.

Watson P.J. The distribution in Britain of diploid and tetraploid races within the *Festuca ovina* group // New Phytol. 1958. V. 57. P. 11–18.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 197–202

УДК 630*165.5+630*182

ФЕНЫ ЛЕСНЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ: ВЫДЕЛЕНИЕ, МАСШТАБИРОВАНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ (НА ПРИМЕРЕ *PINUS SYLVESTRIS* L.)

© 2001 г. А. И. Видякин

Кировская селекционная лаборатория Научно-исследовательского института лесной генетики и селекции 610035 Киров, ул. Некрасова, 65

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Изложены методики выделения и масштабирования фенов лесных древесных растений. Методика выделения фенов включает пять этапов. На примере выделения фенов окраски семян и шишек, строения семенной чешуи сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) показана специфика исследований на каждом из этих этапов. Методика масштабирования фенов основана на сравнении частот фенов в болотной и пространственно смежной суходольной популяциях сосны. При этом на границе болота и суходола частоты фенов популяционного масштаба изменяются, надпопуляционного – остаются стабильными.

Ключевые слова: фенетика, популяции, масштабирование, *Pinus sylvestris* L.

При исследовании природных популяций животных и травянистых растений успешно применяются методы фенетики, основой которых является представление о фенах как элементарных, дискретных вариациях признаков и свойств организма, отражающих определенные черты генотипа, маркирующих генетические особенности группы особей частотой встречаемости (Яблоков, 1980, 1987; Яблоков, Ларина, 1985). В отношении лесных древесных растений эти методы пока малоэффективны вследствие недостаточного числа выделенных фенов. При этом в популяционных исследованиях необоснованно используются такие признаки, которые в большинстве случаев не отвечают определению фена (Яблоков, 1980). Как показали наши исследования, идентификация особей по ним затруднена или невозможна. В настоящее время у древесных растений известны лишь единичные фены. Это объясняется наличием незначительного количества качественных элементарных морфологических вариаций признаков в популяциях данной группы растений (Абатурова, 1978). По нашему мнению, наличие крайне малого количества фенов связано не только с биологическими особенностями древесных растений, но и с недостаточным вниманием исследователей к этой проблеме.

В результате изучения изменчивости морфологических признаков генеративных органов сосны обыкновенной нами было выделено несколько дискретных вариаций признаков, которые отвечают определению фена. Методика выделения фенов включает 5 этапов. Рассмотрим особенности каждого из этих этапов на примере выделения фенов окраски семян и шишек, строения апофиза семенной чешуи.

Этап 1. Создание коллекций шишек и семян. Работа по выделению фенов начинается с создания коллекции шишек и семян. Коллекция должна включать материал со всего ареала или значительной его части. Места сбора шишек (пробные площади) должны располагаться в пространстве более или менее равномерно. Шишки собирают в сосняках с наиболее типичными для данного района лесорастительными условиями. На каждой пробной площади собирают по одной шишке со 100 деревьев. В таком же количестве собираются шишки в разных типах леса одного насаждения. Для изучения эндогенной и временной изменчивости отбирается 20–25 деревьев. Ежегодно в течение трех лет собирают по 40–50 шишек. Для изучения внутриклоновой изменчивости используется 15–20 клонов. С 10 рамет каждого клона берут по 10 шишек. Семена и шишки с каждого дерева (раметы) хранятся в специальных коллекционных коробках. Для разработки методики выделения фенов нами использована коллекция семян и шишек, собранных с 16.6 тыс. деревьев в 10 областях и республиках востока европейской части России.

Этап 2. Проверка имеющихся классификаций признаков и выявление спектра дискретной изменчивости по отдельным комплексам признаков. На данном этапе исследования по литературным данным выявляются все имеющиеся классификации изучаемого комплекса признаков. По каждой классификации проводится многократная идентификация изучаемых объектов нескольких коллекционных выборок одним исследователем, затем их однократная идентификация разными исследователями. При получении близких результатов классификация считается объективной, а выделяемые вариации признаков – дискретными. Такие вари-

ации признака подлежат дальнейшей оценке на соответствие понятию фена. Получение неоднозначных результатов классификации свидетельствует о том, что выделяемые вариации на индивидуальном уровне не дискретны, а представляют собой субъективно вычленяемые части непрерывного распределения признака в популяции. Далее проводится сравнение изучаемых объектов разных популяционных выборок, имеющихся в коллекции, по отдельным комплексам признаков (окраски, форме, строению органов и т.д.) с целью получения общего представления о спектре изменчивости и наличии дискретных вариаций. Последовательность выполнения исследований на данном этапе поясним на примерах.

В литературе имеются сведения о том, что фенами древесных растений могут быть вариации окраски семян (Мамаев, Семкина, 1977; Милютин, 1990; Чернодубов, 1998). При этом отмечается, что особенно изменчива окраска семян сосны обыкновенной. Известно, что окраска семян у этого вида индивидуальна и стабильна в онтогенезе (Правдин, 1964). Имеется несколько классификаций окраски семян, которые по принципу построения аналогичны, но по числу выделяемых вариаций различны. Классификация Л.Ф. Правдина (1964) включает 5 вариаций, С.А. Мамаева (1973) – 5, Н.А. Кузьминой (1978) – 15, В.Л. Черепнина (1980) – 10. Многократная идентификация разными исследователями одних и тех же образцов семян по каждой из этих классификаций, а также одним исследователем, но при разных условиях освещения дала разные результаты. Таким образом, эти классификации субъективны, так как построены на оценке цвета преобладающего пигмента, достоверность выделения которого зависит от индивидуальных особенностей исследователей. Кроме того, эти вариации окраски не дискретны, так как изменения признака на индивидуальном уровне происходят постепенно через множество промежуточных форм. Известно, что окраска органов определяется цветом пигментов и наличием рисунка (Яблоков, 1980). Сведений по наличию рисунка нет.

Аналогичная картина наблюдается и при оценке окраски шишек. Известно, что цвет шишек изменяется от светло-серого до темно-коричневого (Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Кузьмина, 1978; Пугач, 1982). Каждый исследователь выделяет разное количество цветовых вариаций. Например, С.А. Мамаев (1973) выделяет серые, зелено-серые, песочные и коричневые шишки, Н.А. Кузьмина (1978) – серые, серые с подпалиной, серовато-коричневые, темно-коричневые. Как и для семян, результаты идентификации одних и тех же выборок шишек по этим классификациям у разных исследователей оказались неоднозначными. Исключение составляет коричневая окраска, которая легко и однозначно идентифицировалась всеми исследователями. Причины субъективизма оценки цвета шишек те же, что и цвета семян. При существующем методическом подходе, основанном на выделении преобладающего пигмента окраски органа, в связи с непрерывностью изменчивости этого признака выделить элементарные дискретные вариации не представляется возможным. В отношении наличия рисунка на шишках (пятна, точки, штрихи и т.п.) сведений в литературе нет.

У сосны обыкновенной семенные чешуи на конце обычно утолщены и образуют щиток (апофиз) ("Лесная энциклопедия", 1986). В литературе известны в основном вариации по высоте апофиза. Например, Л.Ф. Правдин (1964) выделяет шишки с плоским, бугорчатым и крючковатым апофизом, С.А. Мамаев (1973) – шишки с плоским, слабобугорчатым, бугорчатым, с сильно выделяющимся и очень длинным обычно изогнутым апофизом. Наши исследования показали, что на индивидуальном уровне шишки по высоте апофиза характеризуется непрерывной изменчивостью. Поэтому расчленение вариационного ряда в соответствии с классификацией этих авторов будет безусловно субъективным, что подтвердили неоднозначные результаты идентификации одних и тех же шишек разными исследователями. Выделение дискретных вариаций по высоте апофиза невозможно.

В литературе есть сведения о наличии в популяциях шишек с крючковатыми апофизами, у одних деревьев загнутыми вперед (к вершине шишки), у других – назад (к основанию шишки) (Правдин, 1964). Причины этого явления не объясняются. Данные вариации могут быть дискретными, поэтому необходимо изучить их на соответствие понятию фена.

Сравнение большого количества шишек и семян по цвету показало, что почти для каждого дерева характерна своя гамма цветовых вариаций и оттенков, еле уловимых невооруженным глазом. Это дает основание считать цвет шишек и семян большинства особей сосны индивидуальным, специфичным и неповторимым. При наличии непрерывной изменчивости признака на индивидуальном уровне это обстоятельство не позволяет выделить дискретные вариации без проведения специальных исследований по выделению более простых элементов признака, что осуществляется на следующем этапе исследований.

Этап 3. Выявление элементарных признаков, описание и выделение дискретных вариаций. На данном этапе сложные признаки разлагаются на более простые составляющие. Среди простых (элементарных) признаков выявляются дискретные вариации. Данные дискретные вариации проверяются на объективность идентификации. Поясним это на примерах.

Изучение изменчивости структуры окраски семян у разных деревьев сосны показало, что окраска семян определяется тремя слоями. Первый

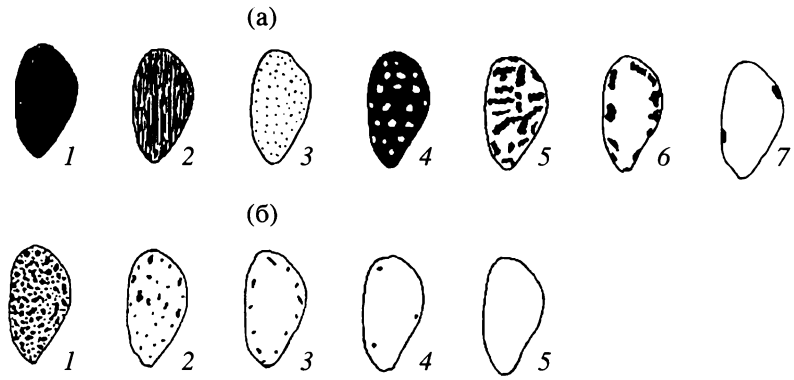


Рис. 1. Изменчивость семян сосны обыкновенной по окраске: а – второго окрасочного слоя (*1–3* – равномерно окрашенные, *4–7* – пятнистые); б – третьего окрасочного слоя (*1–4* – семена с наличием слоя, *5* – с отсутствием слоя).

(внутренний) слой, находящийся на кожуре семени, очень тонкий, плотный, равномерно расположен по всей поверхности семени. Он может быть окрашен у одних деревьев серым, у других – коричневым пигментом.

Второй (средний) окрасочный слой сравнительно толстый, легко стирающийся, состоит из зернистых структур, которые у всех деревьев содержат только черный пигмент. По характеру расположения зернистых структур по поверхности семенной кожуры выделяются два типа семян (рис. 1): у семян одних деревьев зернистые структуры расположены равномерно, изменяясь на индивидуальном уровне от почти сплошного слоя до отдельных зерен, у семян других деревьев они расположены пятнами. На индивидуальном уровне количество пятен изменяется от максимума, когда пятна соприкасаются друг с другом, образуя ячеистый рисунок, до минимума, когда имеется только одно-два небольших, иногда слабо контрастных пятна.

Третий (наружний) окрасочный слой состоит из воскоподобного вещества желтовато-белого цвета, покрывающего поверхность семени у одних деревьев почти полностью, у других – частично. В популяциях часто встречаются особи, семена которых не имеют третьего окрасочного слоя.

На индивидуальном уровне серый и коричневый пигменты первого окрасочного слоя варьируют от светлых до темных тонов, а пигменты второго и третьего слоев – стабильны. Известно, что при выделении фенов окраски у животных оттенки пигмента не учитываются, а принимается во внимание только цвет пигмента, так как выделение дискретных вариаций при наличии непрерывной изменчивости признака не представляется возможным (Яблоков, 1980, 1987). Это положение применимо и к растениям.

Таким образом, в результате выявления элементарных признаков окраски семян можно выделить следующие дискретные вариации: по первому слою – серую, черную и коричневую, по второму – равномерно-окрашенную и пятнистую, по третьему – наличие или отсутствие его.

Разложить на более простые элементы окраску шишек нам не удалось. Шишки одних деревьев окрашены одним слоем пигмента серого, зеленого или коричневого цвета. Большинство деревьев в популяции имеет шишки серой или зеленой окраски. У отдельного дерева цвет шишек, определяемый как серый или зеленый, представляет собой по существу один непрерывный ряд переходов от более светлых до более темных тонов, поэтому выделить дискретные вариации серо-зеленой окраски невозможно. Исключение составляет коричневая окраска, которая у отдельного дерева представляет собой ряд переходов от светло-коричневых до темно-коричневых тонов. Коричневая окраска контрастно отличается от серо-зеленой. Поэтому эти шишки легко идентифицируются независимо от тональности коричневого пигмента. Таким образом, по цвету шишек можно выделить две дискретные вариации – коричневошишечную и серо-зеленую.

Исследования показали, что изменчивость апофиза шишек наблюдается не только по высоте, но и по степени развития передней и задней частей. По данному признаку в популяции выделяются две группы шишек: у одних наибольшее развитие получает передняя часть апофиза, у других – задняя. Таким образом, следует рассматривать тип развития апофиза (ТРА). Выделяемые при этом вариации с наиболее развитой передней частью апофиза обозначены как ПТРА, задней – ЗТРА. На индивидуальном уровне по высоте наиболее развитой части апофиза в пределах каждой вариации наблюдается непрерывная изменчивость (рис. 2). При этом у шишек вариации ПТРА с увеличением этих значений появляется крючкообразный изгиб наиболее развитой части в сторону основания шишки, у вариации ЗТРА – к вершине шишки.

Дискретность выделенных вариаций по окраске семян и шишек, по типу развития апофиза под-

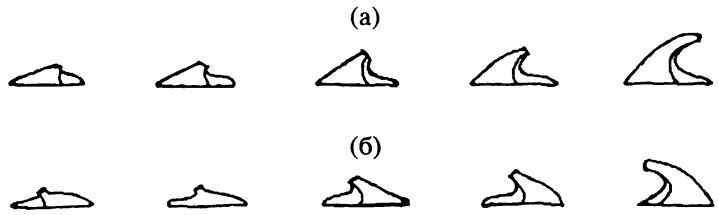


Рис. 2. Изменчивость апофиза шишек сосны обыкновенной по типу развития (ТРА) передней и задней части: а – задний тип развития апофиза (ЗТРА), б – передний тип развития апофиза (ПТРА).

тверждена однозначной идентификацией одних и тех же выборок разными исследователями.

Этап 4. Проверка выделенных вариаций на соответствие понятию фена.

Характер наследования выделенных дискретных вариаций окраски семян и шишек и типа развития апофиза нами не изучался. Нет таких данных и в литературе. Однако это, по нашему мнению, не должно быть причиной, препятствующей использованию этих признаков в популяционных исследованиях, так как важно знать не механизм наследования (число генов, их локализацию), а главным образом то, что признак генетически детерминирован.

С.А. Петров (1990) считает, что оценку генотипической обусловленности фенов можно проводить без смены поколений. По его мнению, если признак стабилен в кроне дерева, то он независим по отношению к формирующим его условиям среды, а развитие его определяется преимущественно генотипом особи. Правильность этого утверждения хорошо подтвердилась при изучении структуры популяций сосны с помощью индексной оценки признаков (Видякин, 1991а). Кроме того, аргументом в пользу генотипической детерминации признака может служить стабильность его во времени и в разных экологических (лесотипологических) условиях в пределах одного насаждения (Видякин, 1991а,б, 1995), а также в пределах клона.

Просмотр семян и шишек с отдельных деревьев в течение трех сезонов показал, что все выделенные дискретные вариации окраски семян и шишек и типа апофиза стабильны, они не изменяются в пределах кроны дерева и в разные годы. Стабильны они и у рамет клона. Микроэкологическая неоднородность условий произрастания, интегральным отражением которых является тип леса, не влияет на стабильность частот выделенных вариаций. Например, частоты вариаций окраски семян и шишек стабильны в разных типах леса (табл. 1). Аналогичные данные получены и для типа апофиза.

Этап 4 заканчивается оценкой альтернативности дискретных вариаций. Понятие альтернативности фена означает присутствие у каждой особи только одной вариации признака (Яблоков, 1980, 1987). Она определяется путем анализа деревьев из нескольких десятков выборок разного географического происхождения. Показано, что выделенные дискретные вариации окраски семян и шишек, а также ТРА альтернативны.

Этап 5. Оценка информативности фена. Под информативностью фена понимается пространственная изменчивость частот в достаточно больших пределах, позволяющая дифференцировать население вида на группировки особей в пределах ареала. При этом чем больше межгрупповая изменчивость, тем информативнее фен. Например, исследования показали более высокую информативность фена "отсутствие третьего слоя окраски семян" по сравнению с феном "коричневая окраска первого слоя", частоты которых в популяциях соответственно изменяются в пределах 24–71 и 15–30%.

Принято выделять фены разного масштаба – от индивидуальных и семейных до видовых (Яблоков, 1980, 1987; Яблоков, Ларина, 1985). Под масштабом фена понимают маркировку специфическими и стабильными частотами группу особей только одного определенного иерархического уровня

Таблица 1. Частота дискретных вариаций окраски семян и шишек сосны в разных типах леса Нижне-Ивкинского лесничества Куменского лесхоза, %

Тип леса	Окрасочные вариации семян						Коричневая окраска шишек
	Первый слой		Второй слой		Третий слой		
	черный	коричневый	пятнистый	равномерный	есть	нет	
Сосняк-брусничник	78.9	21.1	93.7	6.3	67.4	32.6	8.8
Сосняк-кисличник	77.8	22.2	94.4	5.6	66.7	33.3	8.9
Сосняк-черничник	77.5	22.5	92.9	7.1	66.2	33.8	8.3

Таблица 2. Частоты некоторых фенов, индексов и счетных признаков в популяциях сосны обыкновенной на болотах и суходолах Кировской области, %

Популяция	Отсутствие третьего слоя окраски семян	Фен ПТРА	Классы индексов формы шишек			Всходы с числом семядолей				
			≥0.455	0.456–0.546	≤0.546	4	5	6	7	8
Иваново болото	69	19	45	55	0	3	23	55	16	3
Суходол	54	0	43	57	0	2	24	56	16	2
Пищальское болото	66	20	45	55	0	4	29	58	8	1
Суходол	48	0	45	55	0	3	28	59	10	0

структурной организации вида. Например, популяционная структура сосны обыкновенной представлена тремя иерархическими уровнями: популяции, группы популяций, миграционные зоны (Видякин, 1998). В соответствии с этими уровнями у данного вида есть фены популяционного, группово-популяционного и миграционно-зонального масштаба.

Основу организации популяционной структуры вида составляет популяция (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, 1977). Поэтому важно выделить популяционный уровень организации вида. У видов животных и травянистых растений, для которых известны десятки и даже сотни фенов, а ареалы их сравнительно небольшие, проблема выделения популяционного уровня решается путем проведения феногеографических исследований по многим фенам. При этом по специфичности и стабильности частот фенов в пространстве в пределах ареала выделяются внутривидовые группировки особей нескольких иерархически соподчиненных уровней, каждый из которых маркируется совокупностью определенных фенов. Низший из этих уровней, как правило, считается популяционным. Каждой совокупности фенов присваивается масштаб маркируемого ею уровня структурной организации вида (например, фены популяционного масштаба, фены группово-популяционного масштаба и т.д.).

У древесных растений, имеющих большие ареалы, подобные феногеографические исследования очень трудоемки и неизбежно продолжительны по времени. Кроме того, проведение феногеографических исследований по ограниченному количеству фенов не всегда позволяет выделить несколько уровней внутривидовой структуры, а если их все же удается выявить, то нет полной уверенности в том, что наиболее низкий из них соответствует популяционному уровню. В связи с этим у древесных растений фены популяционного масштаба необходимо выделять перед началом феногеографических исследований. По нашему мнению, для сосны обыкновенной данная методическая задача может быть решена следующим образом.

Многочисленные исследования последних лет свидетельствуют о том, что в контрастных лесорастительных условиях на болоте и в пространственно смежных участках суходола формируются две разные популяции сосны обыкновенной ("Особенности формирования ...", 1984; Петрова и др., 1989; Петрова, Санников, 1996; Белоконь и др., 1998). Если это так, то на границе болота и суходола частоты одной группы фенов должны изменяться, другой группы – оставаться стабильными. Первая группа фенов будет иметь популяционный масштаб, вторая – надпопуляционный. Группа фенов надпопуляционного масштаба может включать фены всех уровней популяционной структуры рангом выше популяции, до вида включительно. Таким образом можно масштабировать не только фены, но и другие признаки, развитие которых генотипически детерминировано (индексы, некоторые счетные признаки).

Результаты изучения изменчивости фенов, индексов и количества семядолей на болоте и пространственно смежных с ними суходольных участках полностью подтвердили выше обоснованные особенности трансформации частот этих признаков (табл. 2). На границе болотной и суходольной популяций сосны обыкновенной статистически значимо изменяются частоты фенов третьего слоя окраски семян и типа апофиза. Следовательно, эти фены имеют популяционный масштаб. Частоты индексов формы шишек и количества семядолей в обеих популяциях одинаковы, т.е. они являются признаками-маркерами внутривидовых подразделений надпопуляционного масштаба.

Исследования показали высокую информативность некоторых фенов, индексов и счетных признаков при изучении популяционной структуры сосны. Например, фены окраски семян хорошо дифференцируют население вида на популяции (табл. 3), индексы формы шишек и апофиза – на группы популяций (Видякин, 1991, 1995), число семядолей – на миграционные зоны (Видякин, Глотов, 1999).

В результате феногеографических исследований составлена схема популяционной структуры сосны в Кировской области, которая представляет собой основу для дальнейшего изучения проблем микроэволюции, микрофилогенеза, таксономии и систематики, охраны генофонда, а также для рациональной организации селекционно-семеноводческого процесса. Фены древесных растений, вероятно, могут быть скоррелированы с хозяйственно важными признаками и свойствами, что имеет значение для селекции. Интерес пред-

Таблица 3. Частота вариаций окраски семян сосны обыкновенной в двух популяциях Кировской области, %

№ п/п	Место взятия выборки (лесхоз, лесничество)	Фены окраски семян			
		Первый слой		Третий слой	
		черный	коричневый	есть	нет
	Правобережье р. Чепцы				
1	Кирсинский, Песковское	82	18	69	31
2	Зуевский, Сезеневское	83	17	69	31
3	Омутнинский, Таволжанское	84	16	69	31
4	Зуевский, Дубовицкое	85	15	69	31
5	Омутнинский, Таволжанское	82	18	67	33
	Левобережье р. Чепцы				
1	Зуевский, Мухинское	70	30	46	54
2	Глазовский, Глазовское	70	30	45	55

ставляет изучение генетической детерминации выделенных фенов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатурова М.П. Исследование элементарных морфологических признаков ели обыкновенной // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 87–98.

Белоконь Ю.С., Политов Д.Б., Белоконь М.М., Крутовский К.В. Генетическая дифференциация болотной и суходольной популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 23–24.

Видякин А.И. Индексная оценка признаков популяционной структуры сосны обыкновенной // Лесоведение. 1991а. № 1. С. 57–62.

Видякин А.И. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР // Лесоведение. 1991. № 3. С. 45–52.

Видякин А.И. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части России // Экология. 1995. № 5. С. 356–362.

Видякин А.И. Миграция в голоцене и популяционная структура *Pinus sylvestris* L.на востоке европейской части России // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 2. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 4–12.

Видякин А.И., Глотов Н.В. Изменчивость количества семядолей у сосны обыкновенной на востоке европейской части России // Экология. 1999. № 3. С. 170–176.

Кузьмина Н.А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В.Н.Сукачева СО АН СССР, 1978. С. 96–120.

Лесная энциклопедия. Т. 2. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 632 с.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973. 284 с.

Мамаев С.А., Семкина Л.А. Использование вариаций по окраске генеративных органов древесных растений в качестве генетических маркеров при изучении дифференциации популяций // Проблемы генетики и селекции на Урале (информационные материалы). Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1977. С. 16–17.

Милютин Л.И. О каталоге фенов лесообразующих видов хвойных // Фенетика природных популяций. Материалы IV Всесоюзного совещания (Борок, ноябрь, 1990). М.: Ин-т биологии развития им. Н.К. Кольцова АН СССР, 1990. С. 188–189.

Особенности формирования популяции сосны обыкновенной. М.: Наука, 1984.128 с.

Петров С.А. О генотипической обусловленности фенов в популяциях лесных древесных растений // Фенетика природных популяций. Материалы IV Всесоюзного совещания (Борок, ноябрь, 1990). М.: Ин-т биологии развития им. Н.К. Кольцова АН СССР, 1990. С. 214–215.

Петрова И.В., Санников С.Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 60 с.

Петрова И.В., Санников С.Н., Рябоконь С.М., Духарев В.А., Санникова Н.С. Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири // Экология. 1989. № 6. С. 39–44.

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость. Внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 190 с.

Пугач Е.А. К методике изучения морфологических признаков генеративных органов у сосны обыкновенной // Генетические основы лесной селекции и семеноводства. Сборник научных трудов. Воронеж: ЦНИИЛГиС, 1982. С. 85–92.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 300 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.

Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980.183 с.

Чернодубов А.И. Сосна обыкновенная в островных борах юга Русской равнины. Воронеж: ИПЦ ВГПУ, 1998. 68 с.

Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 136 с.

Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.

Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высшая школа, 1985. 159 с.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 203–208

УДК 574.3+582.29

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *XANTHORIA PARIETINA* (L.) Th. Fr. В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

© 2001 г. Ю. Г. Суетина

Марийский государственный университет
424001 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

На основе концепции дискретного описания онтогенеза семенных растений Т.А. Работнова–А.А. Уранова описан онтогенез апотециального листоватого лишайника *Xanthoria parietina*, включающий 4 периода и 13 онтогенетических состояний, выделяемых по морфологическим и анатомическим признакам. В городской среде слоевища *X. parietina* отмирают на ранних этапах развития (неполный онтогенез), отмечено сокращение размеров талломов, количества и размеров апотециев и уменьшение связи с субстратом на завершающих этапах онтогенеза. Приспособленность популяции *X. parietina* к существованию в стрессовых природных и антропогенных условиях проявляется в задержке развития особей прегенеративного периода и элиминации наименее толерантных генеративных особей.

Ключевые слова: лишайник, онтогенез, популяция, *Xanthoria parietina*.

Основой для оценки состояния популяций является сопоставление возможностей их развития в оптимальных условиях и в условиях экологического и антропогенного стресса. Подобного рода исследования перспективны как в теоретическом, так и в прикладном аспекте. С одной стороны, регистрируемые особенности организмов и популяций могут быть использованы для биоиндикации и мониторинга, с другой – для изучения механизмов приспособленности к изменяющимся условиям среды. Для семенных растений такой подход основан на достаточно подробно разработанных популяционно-онтогенетических методах. В их основе лежит представление о популяции как о сложной биосистеме, включающей в качестве элементов особей разных онтогенетических состояний, объединенных в возрастные (отражающие биологический возраст) группы (Работнов, 1950; Уранов, 1975; "Ценопопуляции...", 1976, 1977, 1988; Жукова, 1995). Рассмотрение с этих позиций лишайников как индикаторных организмов представляет значительный интерес.

Онтогенетические исследования в лихенологии многочисленны, однако в большинстве работ освещаются различные варианты морфогенеза органов полового и бесполого размножения или слоевища. При этом описание развития таллома заканчивается этапом формирования жизненной формы, характерной для того или иного вида лишайника, развитием плодовых тел или органов вегетативного размножения (Jahns H. et al., 1979; Jahns M. et al., 1995; Lallemant, 1984; Ott, 1987a; Stocker-Wörgötter, Türk, 1988; Hill, 1994). Лишь в немногих работах прослежена судьба слоевища от споры до отмирания на завершающих этапах развития, или "полный онтогенез" (Жукова, 1983), и динамика разрушения слоевища (Verseghy, 1983; McCarthy, 1989).

Проблема определения границ популяций лишайников еще более сложна, чем для других организмов. Под популяцией у лишайников понимают локальную группу талломов одного вида, более или менее пространственно отделенных от других таких же групп (Fahselt, 1996; Михайлова, Воробейчик, 1999). Возможно, термин "популяция" даже не совсем правомерно использовать для симбиотического лишайникового слоевища. Применяя его, мы исходим из необходимости унификации общих понятий, используемых специалистами в разных областях биологии. Поэтому многие термины приходится употреблять по аналогии, в том числе и понятие "вид", хотя таковые у лишайников выделяют.

В данной работе концепция дискретного описания онтогенеза семенных растений, предложенная Т.А. Работновым, дополненная А.А. Урановым и учениками его школы, применена для описания онтогенеза и характеристики структуры популяции листоватого апотециального лишайника *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. Цель работы – выявление особенностей онтогенеза и возрастной структуры популяции в природных и антропогенных местообитаниях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 1994–1998 гг. в подзоне южной тайги на территории Республики Ма-

рий Эл в двух природных местообитаниях: в заповеднике "Большая Кокшага" и Национальном парке "Марий Чодра" и в относительно загрязненном – г. Йошкар-Оле. Одним из основных загрязнителей атмосферного воздуха города является автомобильный транспорт. Наибольшее количество выбросов здесь приходится на окись углерода, углеводороды, окислы азота ("Государственный доклад...", 1998).

Выбор *X. parietina* в качестве объекта изучения обусловлен широким распространением этого лишайника, в том числе и в районе исследования, легкой идентификацией слоевищ по желто-оранжевой окраске и выделением их границ. *X. parietina* размножается спорами, на слоевище формируются плодовые тела – леканоровые апотеции. Известно приобретение дополнительной формы размножения с помощью соралей в результате смешения слоевищ *X. parietina* и *Physcia tenella* (Scop.) DC. In Lam. & DC. (Ott, 1987a). Любопытен адаптационный механизм существования микобионта *X. parietina*, заключающийся во временном сожительстве гриба с "чужими" водорослями, например из рода *Pleurococcus* вместо необходимых подлинному симбиозу *Trebouxia* или *Pseudotrebouxia*, что позволяет грибу распространяться по субстрату (Ott, 1987а,б).

Для исследования онтогенеза проанализировано более 400 образцов, собранных с отдельно стоящих деревьев осины (*Populus tremula* L.) в заповеднике "Большая Кокшага", а также осины и липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.) в г. Йошкар-Оле в зоне умеренного загрязнения. При выделении онтогенетических состояний учитывали качественные морфологические и анатомические признаки, а также ряд количественных показателей, на основании которых разработаны критерии выделения онтогенетических состояний (Суетина, Жукова, 1997). Начальные этапы онтогенеза – до формирования слоевища накипной жизненной формы (ювенильное слоевище) – описаны нами с учетом работ R.G. Werner (1965), И.А. Шапиро (1971), А.Н. Окснера ("Определитель...", 1974), S. Ott (1987 a), D. Hill (1994).

По аналогии с семенными растениями у особей im_2–ss онтогенетических состояний изучены количественные морфометрические признаки вегетативных (площадь слоевища, количество, длина и ширина лопастей, толщина слоевища, толщина ризин) и генеративных структур (количество и диаметр апотециев, ширина слоевищного края апотециев, высота гимениального слоя, размеры спор). Для оценки связи между площадью слоевища и количеством апотециев в g_1 и g_2 состояниях изучено по 100 "особей" (слоевищ).

Изучение возрастной структуры популяции *X. parietina* на липе сердцелистной проводили в природном местообитании на территории Национального парка "Марий Чодра" (14 деревьев, объем выборки 173 особи) и в г. Йошкар-Оле: в зонах слабого (20 деревьев, 936 особей), умеренного (20 деревьев, 239 особей) и сильного (32 дерева, 300 особей) загрязнения. В национальном парке "Марий Чодра" деревья были взяты внутри древостоя, в условиях затенения, в городе – отдельно стоящие деревья. Зоны слабого, умеренного и сильного загрязнения выделены методом лихеноиндикации (Суетина, 1999). На дереве подсчитывали число особей каждой возрастной группы на высоте ствола от 1 до 1.8 м, начиная с имматурных. В связи со сложностью различения в полевых условиях двух имматурных состояний im_1 и im_2 (они отличаются анатомией слоевища), в этой части работы мы отмечали имматурное состояние без его подразделения.

Количественные признаки особей разных онтогенетических состояний сравнивали с помощью критерия Стьюдента, при анализе возрастной структуры популяции применяли критерий хи-квадрат (таблицы сопряженности). Использовали компьютерную программу "Biomstat" (Rohlf, Slice, 1995; Rohlf, Sokal, 1995; Sokal, Rohlf, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Онтогенез X. parietina. Выделено (см. таблицу и рис. 1) четыре периода и 13 онтогенетических состояний (Суетина и др., 1997). Выявлены три типа изменения значений анатомо-морфологических признаков в ходе онтогенеза. Толщина ризин (рис. 2), длина и ширина лопастей, ширина слоевищного края апотециев, высота апотециев и размер спор увеличиваются до максимума в g_2 состоянии с последующим уменьшением в g_3, а значения признаков вегетативных структур – и в ss состоянии. Площадь слоевища (рис. 3), количество лопастей, диаметр апотециев, высота гимениального слоя возрастают до g_3 состояния с последующим уменьшением значений признаков вегетативных структур в ss состоянии. Толщина слоевища (рис. 4) резко возрастает при переходе от im_2 до v_1 состояния, сохраняясь далее на одном уровне на протяжении v_1–g_3 состояний, и уменьшается в ss состоянии. С увеличением площади слоевища возрастает количество апотециев как у g_1, так и у g_2 особей: коэффициенты ранговой корреляции Спирмена равны соответственно 0.71 и 0.87 ($P < 0.05$). Значения анатомических и морфологических признаков слоевищ зависят от вида дерева, на котором произрастает лишайник; они, как правило, выше на осине. Большее число апотециев и соответственно большая продукция спор свидетельствует об устойчивом самоподдержании популяции *X. parietina* на осине. В v_2–g_3 состояниях толщина ризин больше на липе сердцелистной, что обеспечивает прочную связь слоевища с субстратом. Борозды и неровности коры осины, вероятно, создают лучшее соединение со слоевищем и не требуют мощно развитых ризин.

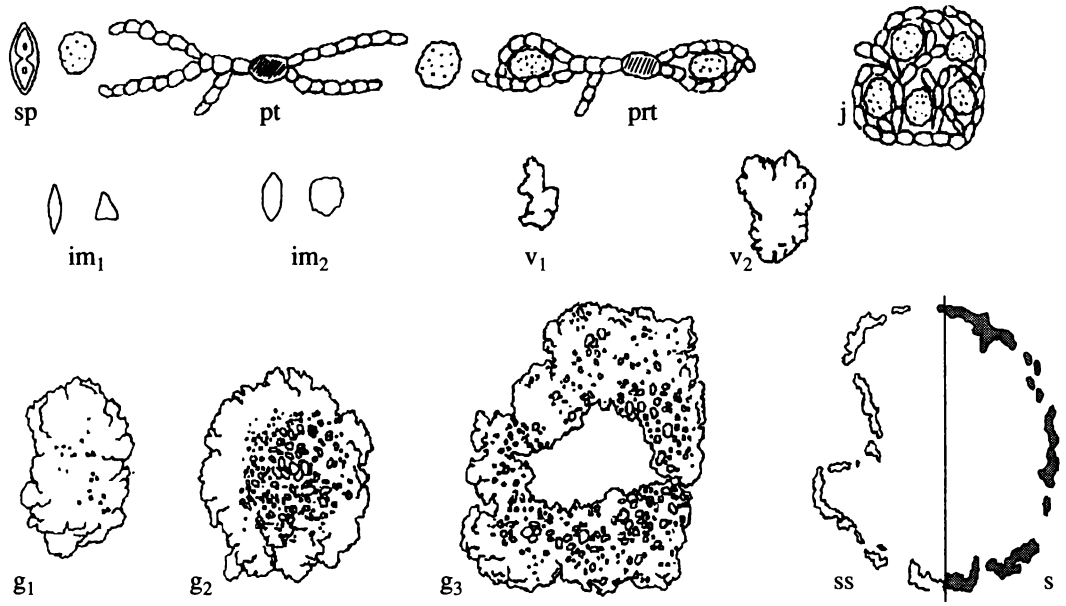


Рис. 1. Онтогенез *X. parietina*. Объяснения индексов онтогенетических состояний приведены в таблице: sp, pt, prt (увеличение в 800 раз); j (в 600 раз); im_1, im_2 (в 25 раз); v_1 (в 10 раз); v_2, g_1 (в 2 раза); g_2, g_3, ss, s (натуральная величина).

Рис. 2. Изменение толщины ризин *X. parietina* в онтогенезе.

1 – осина, город; *2* – осина, заповедник; *3* – липа сердцелистная, город.

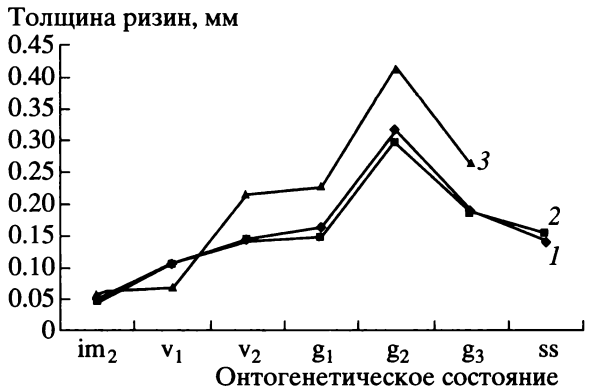


Рис. 3. Изменение площади слоевищ *X. parietina* в онтогенезе. *1–3* – см. на рис. 2.

Сравнение количественных признаков на разных этапах онтогенеза на осине в городе и заповеднике показало, что их значения, как правило, выше в незагрязненных местообитаниях (площадь слоевища, количество и диаметр апотециев, количество, длина и ширина лопастей). В условиях загрязнения отмечена тенденция к уменьшению толщины ризин в ss состоянии. Это обусловливает легкий отрыв слоевища от коры дерева и объясняет более редкую встречаемость субсенильных особей в городе. При этом загрязнение не вызывает значимых изменений толщины слоевища и внутренней структуры апотециев. Таким образом, жизненное состояние *X. parietina* выше в природных местообитаниях.

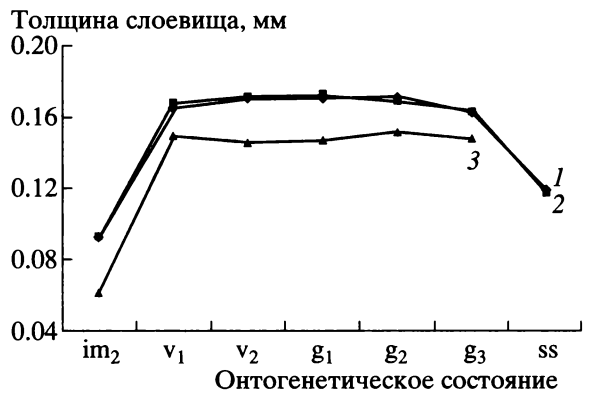


Рис. 4. Изменение толщины слоевища *X. parietina* в онтогенезе. *1–3* – см. на рис. 2.

Онтогенетические состояния *X. parietina* и их маркирующие признаки

Период	Онтогенетические состояния и их индексы	Признак
I. Латентный	1. Спора гриба (sp)	Спора элиптическая, биполярная, бесцветная
II. Прегенеративный период	2. Прототаллюс (pt)	Образование из споры гиф мицелия
	3. Протероталлюс (prt)	Обвивание гифами клеток водоросли (*Trebouxia*, *Pseudotrebouxia*), образование зачатка слоевища
	4. Ювенильное слоевище (j)	Накипное слоевище, гомеомерное анатомическое строение
	5. Имматурное 1 (im_1)	Пластинка листоватой жизненной формы, гомеомерного строения, формируется защитный верхний коровый слой
	6. Имматурное 2 (im_2)	По анатомическому строению слоевище уже гетеромерное и имеет нижний коровый слой
	7. Виргинильное 1 (v_1)	Слоевище неправильной формы, прекращается рост слоевища в толщину
	8. Виргинильное 2 (v_2)	Слоевище в виде розетки правильной округлой формы, типичной для данного вида
III. Генеративный период	9. Молодое генеративное (g_1)	Появляются сидячие апотеции, находящиеся, большей частью, в центре слоевища одиночно. Соотношение слоевищного края апотеция и диска равно 1 : 2
	10. Средневозрастное генеративное (g_2)	Большая часть апотециев имеет ножку, расположены они скученно в центральной части слоевища, а также по периферии таллома. Соотношение слоевищного края и диска апотеция равно 1 : 9
	11. Старое генеративное (g_3)	Центральная часть слоевища отмирает и отсутствует. Соотношение ширины слоевищного края и диска апотеция равно 1 : 16
IV. Постгенеративный период	12. Субсенильное (ss)	Слоевище в виде небольших разрозненных участков. Характерно отсутствие верхнего корового слоя в некоторых местах, больше выраженное со стороны, обращенной к выпавшей центральной части слоевища
	13. Сенильное (s)	Слоевище в виде небольших разрозненных участков (так же, как у ss), изменивших окраску на белую, вызванную некротическими процессами

Возрастная структура популяции X. parietina. Возрастные спектры популяции из природного и городских местообитаний приведены на рис. 5. Отметим, что каждое из этих распределений статистически значимо отличается от всех других ($P < 0.025$–0.001). Для *X. parietina* из Национального парка "Марий Чодра" характерен спектр с выраженным максимумом на im особях (28.3%). Частоты особей двух виргинильных и трех генеративных групп близки (10.4–16.2%). Обратим внимание на довольно высокую частоту g_3 особей (12.7%) и наличие ss особей (6.4%). С одной стороны, левосторонний спектр и преобладание особей прегенеративного периода в популяции свидетельствуют о том, что условия местообитания отличаются от оптимальных. Это объясняется, по-видимому, выраженной затененностью: в Национальном парке "Марий Чодра" нам не удалось подобрать отдельно стоящих деревьев липы сердцелистной. С другой стороны, достаточно высокие частоты g_3 особей и наличие ss особей (не обнаруженных в городской среде) свидетельствуют о том, что *X. parietina* в незагрязненном местообитании, даже в условиях затенения, может проходить полный онтогенез; на поваленных деревьях мы находили отдельные экземпляры s особей.

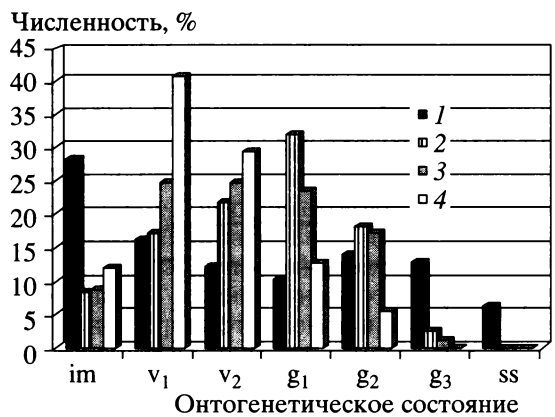


Рис. 5. Возрастные спектры популяции *X. parietina* в природном местообитании (*1*) и в зонах разной степени загрязнения (*2–4*) на территории г. Йошкар-Олы.

1 – природное местообитание; *2* – зона слабого загрязнения; *3* – зона умеренного загрязнения; *4* – зона сильного загрязнения.

Условия местообитаний в городе соответствуют разной степени загрязнения и хорошей освещенности. Возрастной спектр в зоне слабого загрязнения одновершинный и имеет выраженный

максимум в группе молодых генеративных особей. Накопление g_1 особей определяется, с одной стороны, относительно быстрым переходом в это состояние, с другой – значительной его продолжительностью. Возрастной спектр в зоне умеренного загрязнения является "переходным" между спектрами зон слабого и сильного загрязнения; здесь преобладают и одинаково представлены v_1, v_2 и g_1 группы, их частоты соответственно равны 24.7–24.7–23.4%. Возрастной спектр в зоне сильного загрязнения становится одновершинным левосторонним с выраженным максимумом на v_1 группе (40.7%). Здесь проявляются те же тенденции, которые можно отметить и для зоны умеренного загрязнения, но уже более отчетливо выраженные: уменьшение числа особей генеративных возрастных групп, увеличение числа особей прегенеративного периода, уменьшение численности популяции.

Все возрастные спектры в городских местообитаниях неполночленны и отличаются малым участием старых генеративных особей: 1) здесь не обнаружены ss особи, причем их частота в природной популяции (6.4%) отличается от нуля статистически высоко значимо ($P < 0.001$); 2) частота g_3 особей в природной популяции статистически высоко значимо больше, чем в городских ($P < 0.001$), в то время как городские популяции не отличаются по частоте g_3 друг от друга ($P > 0.05$).

Значительное участие в возрастной структуре im и v_1 групп *X. parietina* может быть объяснено тем, что при неблагоприятных условиях, как указывал Т.А. Работнов (1964) для растений, возможна задержка развития особей в тех или иных онтогенетических состояниях, прежде всего в прегенеративном периоде. Также известно, что достаточно высокая численность прегенеративных особей в условиях, не соответствующих экологическому оптимуму вида, объясняется небольшой потребностью молодых растений в ресурсах по сравнению с взрослыми (Работнов, 1950). Кроме того, под влиянием загрязнения происходит накопление слоевищами загрязняющих веществ, которые, вероятно, замедляют формирование репродуктивных органов.

Проведенный анализ возрастных спектров показывает, что из четырех изученных местообитаний оптимальным для *X. parietina* является зона слабого загрязнения в городе: влияние загрязнения еще мало, а хорошая освещенность обеспечивает лучшее развитие особей. В зонах умеренного и сильного загрязнения фактор загрязнения атмосферы становится решающим. Об этом свидетельствуют и данные о плотности популяции (число слоевищ/дерево): в природной популяции – 12.4, в городе в зоне слабого загрязнения – 46.8, умеренного – 12.0 и сильного – 9.4.

Наши результаты согласуются с данными, полученными при изучении популяций растений и лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. Наблюдаемая картина сходна с ситуацией, описанной Н.В.Глотовым с соавт. (1995) для клевера ползучего (*Trifolium repens* L.) из нефтезагрязненных и чистых местообитаний. Авторами получен внешне парадоксальный результат: растения с загрязненной территории имеют лучшую приспособленность. Объясняется это, однако, просто: на незагрязненных участках клевер ползучий произрастает в сформировавшемся фитоценозе, испытывая сильную конкуренцию со стороны других видов, в то время как на нефтезагрязненных участках он является пионерным видом, эксплерентом, захватывающим свободную от растительности территорию. Задержка развития, наблюдаемая у *X. parietina*, ранее была выявлена у многолетних и малолетних растений как под влиянием абиотических факторов (изменение климатических условий – Жукова, 1973, повышение степени загрязнения – Трубина, Махнев, 1999), так и биотических (увеличение плотности посадки – Жукова, 1995). Подобное "омоложение" популяции в условиях загрязнения среды установлено для листоватого соредиозного лишайника *H. physodes* (Михайлова, Воробейчик, 1999). Реакцией популяций растений на загрязнение может быть и преобладание в возрастных спектрах особей постгенеративного периода (Хантемирова, 1996), что, возможно, вызвано их ускоренным развитием. Очевидно, что реакция популяций на стресс определяется жизненной стратегией вида и условиями экотопа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали возможность использования концепции дискретного описания онтогенеза семенных растений для апотециальных лишайников с листоватой формой таллома. Для *X. parietina* выделено четыре периода и 13 онтогенетических состояний, критерии выделения которых основаны на изменениях в анатомии и морфологии в процессе развития слоевища. По мере развития таллома лишайника вначале преобладают процессы новообразования, усложнения анатомической структуры и дифференциация таллома, затем они уравновешиваются процессами старения и отмирания участков таллома, а в конце онтогенеза процессы разрушения преобладают.

Изменение морфометрических показателей слоевища *X. parietina* зависит от субстрата. Эти показатели по ряду признаков выше на осине, чем на липе сердцелистной. Несмотря на неоднократно описанную высокую толерантность ксантории настенной к загрязнению воздуха, нами отмечено уменьшение размеров слоевища, количества и размеров апотециев и уменьшение связи с субстратом на завершающих этапах онтогенеза в городской среде.

В сравнительно благоприятных для *X. parietina* местообитаниях в возрастной структуре популя-

ции преобладают молодые генеративные особи и отмечена высокая численность популяции. Под влиянием стрессовых для *X. parietina* условий (сильного загрязнения в городе и затенения в лесных экосистемах) в возрастных спектрах наблюдается максимум на группе особей прегенеративного периода, частичная элиминация генеративных особей, а также уменьшение численности популяции. Минимальное количество генеративных особей свидетельствует об ослабленном самоподдержании популяции. Наибольшие нарушения наблюдаются при действии антропогенных факторов, которые вызывают элиминацию возрастных групп постгенеративного и, частично, генеративного периодов. Такая реакция на стресс проявляется, с одной стороны, в задержке развития, а с другой – в ранней гибели слоевищ *X. parietina*, что можно рассматривать как снижение приспособленности с возрастанием загрязнения среды. Выявленные закономерности изменения возрастной структуры популяции *X. parietina*, интегрально отражающие особенности условий среды, могут служить для диагностики ее состояния.

Признательна проф. Л.А. Жуковой за обстоятельные рекомендации при разработке темы и проф. Н.В. Глотову за помощь в статистическом анализе данных. Исследования проведены при поддержке гранта РФФИ (№ 98-04-49294).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глотов Н.В., Максименко О.Е., Орлинский Д.Б. Эколого-генетическая изменчивость клевера белого (*Trifolium repens* L.) в природных популяциях Среднего Приобья // Экология. 1995. № 5. С. 344–346.

Государственный доклад о состоянии окружающей природной среды Республики Марий Эл в 1997 г. Йошкар-Ола, 1998. 222 с.

Жукова Л.А. Возрастной состав популяций луговика дернистого на пойменных пастбищах Северной Двины и Оки // Биол. науки. 1973. № 7. С. 67–72.

Жукова Л.А. Онтогенез и циклы развития растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 361–374.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. 224 с.

Михайлова И.Н., Воробейчик Е.Л. Размерная и возрастная структура популяций эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 1999. № 2. С. 130–137.

Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение / Под. ред. Окснера А.Н. Л.: Наука, 1974. 283 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М., 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Работнов Т.А. К биологии монокарпических многолетних луговых растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 6. С. 17–29.

Суетина Ю.Г. Изменения эпифитной лихенофлоры и структуры популяции *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 1999. 26 с.

Суетина Ю.Г., Жукова Л.А. Критерии выделения онтогенетических состояний лишайника *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. // Вторые Вавиловские чтения. Диалог наук на рубеже XX–XXI веков и проблемы современного общественного развития: Материалы постоянно действующей всерос. междисциплинарной конф. Йошкар-Ола, 1997. Ч. 2. С. 164–165.

Суетина Ю.Г., Жукова Л.А., Санникова Н.А. Онтогенез лишайника ксантории настенной (*Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 210–214.

Трубина М.Р., Махнев А.К. Возрастная структура популяций травянистых растений в условиях стресса (на примере *Crepis tectorum* L.) // Экология. 1999. № 2. С. 116–120.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол.науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Хантемирова Е.В. Структура ценопопуляций горца змеиного в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1996. № 4. С. 307–309.

Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1977. 183 с.

Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. 236 с.

Шапиро И.А. Изоляция грибов в культуру // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5. № 1. С. 98–100.

Fahselt D. Individuals, populations and population ecology // Lichen biology. Cambridge, 1996. P. 181–198.

Hill D.J. The nature of the symbiotic relationship in lichens // Endeavour. New. Series. 1994. V. 18. № 3. P. 96–103.

Jahns H., Mollenhauer D., Jenniger M., Schonborn D. Die Neubesiedlung von Baumrinde durch Flechten. I // Natur und Museum. 1979. Bd. 109. № 2. S. 40–51.

Jahns M., Sensen M., Ott S. Significance of developmental structures in lichens, especially in the genus *Cladonia* // Ann. Bot. Fennici. 1995. V. 32. P. 35–48.

Lallemant R. Etude de la formation du thalle de quelques lichens. I. L'Ontogenese du thalle du discolichen *Xanthoria parietina* (L.) Beltr. // Beitr. Biol. Pflanz. 1984. V. 59. № 1. P. 95–103.

McCarthy P.M. Observations on fragmentation and loss among lichen thalli // Proc. R. Ir. Acad. 1989. V. 89 . P. 25–32.

Ott S. Reproductive strategies in lichens // Progress and Problems in Lichenology in the Eighties. 1987a. V. 25. P. 81–93.

Ott S. Sexual reproduction and developmental adaptations in *Xanthoria parietina* // Nord. J. Bot. 1987б. V. 7. P. 219–228.

Rohlf F.J., Slice D. Biomstat for Windows. Statistical software for biologist. Version 3.0. New York: Freeman, 1995. 57 p.

Rohlf F.J., Sokal R.R. Statistical tables. New York: Freeman, 1995. 199 p.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. New York: Freeman, 1995. 887 p.

Stocker-Wörgötter E., Türk R. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen von Entwicklungsstadien der Flechte *Endocarpon pusillum* unter Kulturbedingungen // Plant. Syst. and Evol. 1988. Bd. 158. № 2–4. S. 313–328.

Verseghy K.P. Phänologische Untersuchungen der Art *Cladonia furcata* (Hds.) Schrad. (Lichenes) // Ann. Hist. – natur. Mus. Nat. Hung. 1983. Bd. 75. S. 55–60.

Werner R.G. Une union singuliere dans le Monde vegetal // Bull. Acad. Soc. Lorr. Sci. 1965. V. 5. P. 103–122.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 209–215

УДК 582.949.22-14:581.522.4:574.3(470.1)

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ АДАПТАЦИИ *AJUGA REPTANS* L. НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА

© 2001 г. Л. В. Тетерюк, О. В. Дымова, Т. К. Головко

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

167982 Республика Коми, Сыктывкар ГСП-2, ул. Коммунистическая, 28

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Обобщены итоги комплексных морфофизиологических и популяционных исследований *Ajuga reptans* L., вида неморального флористического комплекса, на северной границе ареала в подзоне средней тайги Республики Коми. Выявлены адаптации на клеточном, организменном, популяционном и биоценотическом уровнях. Сохранение и выживание вида на границе ареала обеспечивали физиологическая пластичность, устойчивость к действию пониженных температур, способность к поливариантности онтогенетического развития. Дан благоприятный прогноз относительно поведения *Ajuga reptans* в условиях глобальных изменений климата и возрастающей площади антропогенно нарушенных территорий.

Ключевые слова: *Ajuga reptans* L., северная граница ареала, адаптация, функциональная пластичность, онтогенез, ценопопуляции, жизненная стратегия.

Адаптация организмов к изменяющимся условиям существования достигается путем перестройки комплекса признаков на всех уровнях биологической организации. В пределах генотипа понятие адаптация включает способность организма к фенотипической пластичности, т.е. возможности образовывать более чем одну альтернативную форму морфологического, физиологического состояния и/или поведения в ответной реакции на условия среды (West-Eberhard, 1989; Getty, 1996). Совокупность морфофизиологических, поведенческих, популяционных и других особенностей вида обеспечивает возможность жизни в определенных условиях внешней среды.

Ajuga reptans L. (живучка ползучая) – неморальный вид, ареал которого охватывает обширную территорию Западной Европы, западную часть Средиземноморья, европейскую часть России, Кавказ, Урал. На северо-востоке европейской части России он относится к реликтам термического оптимума голоцена (Мартыненко, 1976). Встречается в травянистых осинниках, березняках, смешанных хвойно-мелколиственных лесах и на лугах. *A. reptans* – столонообразующий травянистый поликарпик с монокарпическими полурозеточными побегами, зимне-летнезеленый вид (Серебряков, 1952). Размножается семенами и неглубокоомоложенными вегетативными зачатками (Смирнова, 1987). Известен как лекарственное экдистероидсодержащее растение ("Растительные ресурсы...", 1991; Алексеева и др., 1998), применяемое в народной медицине. Используется для озеленения в качестве декоративного почвопокровного вида.

В экотопически благоприятной зоне широколиственных лесов достаточно подробно изучены биологические особенности *A. reptans* (Рысина, 1973; Михайловская, Кузьмичева, 1974; Комарова, 1986; Смирнова, 1987). Значительно меньше сведений о физиологических параметрах растения (Bachmann e.a., 1994; Bachmann, Keller, 1995; Лукьянова и др., 1986; Masarovicova, 1997).

Одним из способов выявления адаптивных реакций растений и оценки их пластичности является сравнение морфофизиологических, биохимических и других показателей вида из различных частей его ареала. Целью настоящей работы было комплексное изучение *A. reptans* для выявления адаптивных свойств вида в условиях среднетаежных сообществ на северной границе ареала. Для этого исследовали структурно-функциональные, онтогенетические и популяционные особенности вида.

МЕТОДИКА

Исследования проведены в подзоне средней тайги Республики Коми (между 60° и 62° с.ш.), где проходит северная граница распространения вида. Для этого района характерны возвышенные увалистые равнины, местами значительно рассеченные, с покровными суглинками или супесями, подстилаемыми мореной, с зеленомошными среднетаежными еловыми и пихтово-еловыми лесами на сильно подзолистых почвах. За последние десятилетия наблюдаемое здесь сильное антропогенное воздействие привело к смене коренных типов леса на вторичные елово-осиновые и ело-

Морфофизиологические параметры растений и популяционные характеристики *Ajuga reptans* в разных частях ареала

Параметры	Зона широколиственных лесов	Подзона средней тайги
Физиологические характеристики		
Скорость фотосинтеза, мг CO_2/(дм^2 ч)	6.0–9.5**	2.5–4.5
Содержание хлорофилла, г/дм^2	4.40 ± 0.10***	2.15 ± 0.05
Содержание растворимых углеводов, мг/г сырой массы	75–85**	20–30
Популяционные характеристики		
1. Элементы ценопопуляции		
Биомасса, г	3.0–3.5*	0.9–1.2
Высота ассимилирующей поверхности, мм	150–200*	50–160
Длина корней, мм	40–80*	110–180
Скорость вегетативного разрастания, см/год	30–50*	8–35
Потенциальная продуктивность вегетативных зачатков, шт. на элемент в год	3–7*	0–4
Потенциальная продуктивность семенных зачатков, шт. на элемент в год	100–250*	150–300
Длительность онтогенеза парциального побега, годы	2–3*	До 6 и более
Длительность удержания территории, годы	3–4*	2–6 и более
Темпы развития	Нормальные*	Замедленные
2. Ценопопуляции		
Возрастной спектр	Доминирует генеративное возрастное состояние*	Доминирует имматурное возрастное состояние
Запас диаспор в почве	Высокий*	Низкий
Тип самоподдержания	Семенной и вегетативный*	Ведущий – вегетативный, роль семенного проявляется при нарушениях растительного покрова

Примечание. Характеристики вида в зоне широколиственных лесов приведены по данным: * – О.В. Смирнова (1987), ** – M. Bachmann e.a. (1994), *** – E. Masarovicova (1997).

во-березовые сообщества (Пручкин и др., 1999). Климат района избыточно влажный, умеренно теплый.

Изучение особенностей роста и развития проведено в 1995–1998 гг. в 32 природных ценопопуляциях *A. reptans* в сероольшаниках, травянистых осинниках, березняках и смешанных хвойно-мелколиственных сообществах, на злаково-разнотравных сенокосных лугах, опушках, вырубках, придорожных насыпях. В работе были использованы общепринятые методики ценопопуляционных исследований ("Ценопопуляции растений...", 1976; Смирнова, 1987; Жукова, 1995). Единицей учета до начала вегетативного размножения считалась особь *A. reptans*, после – парциальный побег. Для количественной характеристики возрастных состояний измеряли длину самого крупного листа в розеточной части побега, число плагиотропных побегов и их длину после укоренения.

Морфофизиологические исследования проводили в естественных условиях в елово-осиновом травяном лесу и в культуре на экспериментальном участке вблизи г.Сыктывкара (62°52' с.ш.). CO_2-газообмен зрелых зимне- и летнезеленых листьев изучали при помощи инфракрасного газоанализатора "Infralit-4" (Сивков, Назаров, 1990) в диапазоне температуры 5–35°С и освещенности 4–500 Вт/м^2 фотосинтетически активной радиации. Определение кардинальных точек световых и температурных кривых фотосинтеза проводили по методике Е.В. Гармаш и Т.К. Головко (1997). Представленные в работе величины являются усредненными для шести–десяти кривых.

Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листовых пластинках определяли спектрофотометрически (Шлык, 1971) в пятикратной биологической повторности. Анализ растворимых углеводов проводили методом высокоэффективной нормальнофазовой жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) с модификациями (Гляд, 1999), свободных аминокислот (на автоматическом анализаторе ААА-Т339М ("Mikrotechna-Prana", Чехословакия) в трех биологических повторностях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Структурно-функциональный уровень. Сравнительный анализ (см. таблицу) показал, что на

северной границе распространения в условиях таежной подзоны *A. reptans* характеризуется пониженной интенсивностью фотосинтеза. По скорости поглощения CO_2 она гораздо ближе к растениям бореального флористического комплекса (Старостина, 1983), чем к видам широколиственных лесов (Митина, 1981).

Невысокая скорость фотосинтеза коррелирует с пониженным содержанием зеленых пигментов в листьях. Выявленная закономерность согласуется с общепринятыми представлениями об уменьшении количества хлорофилла у тенелюбивых растений при продвижении от экватора к полюсам, что связано со спектральным составом света. По-видимому, следует учитывать также другие факторы, например дефицит необходимого для синтеза хлорофилла азота, обусловленный бедностью почв и медленным разложением опада при пониженных температурах. При низкой скорости ассимиляции CO_2 растения *A. reptans*, произрастающие под пологом леса в подзоне средней тайги, накапливали вдвое меньше неструктурных углеводов, чем растения из центральной части ареала.

Судя по параметрам световых кривых фотосинтеза (высокая величина угла наклона, низкие величины интенсивности радиации приспособления и светового компенсационного пункта) (рис. 1) и соотношению хлорофиллов $a/b < 3$ в пигментном комплексе *A. reptans* относится к группе теневыносливых растений. Свойство теневыносливости генетически закреплено. Доказательством этому послужили эксперименты с растениями *A. reptans*, имеющими широкую экотопическую приуроченность и способными адаптироваться к высокой освещенности (выращивание в культуре), сохраняя признаки теневыносливого вида (Дымова, Головко, 1998а).

Следует отметить, что в зоне широколиственных лесов неморальные виды способны развивать признаки светолюбия и фотосинтезировать с высокой интенсивностью в ранневесенний период, когда листва на деревьях еще полностью не сформировалась (Митина, 1981). Нами установлено, что в крайних условиях обитания на северной границе ареала изученный неморальный вид не способен поглощать CO_2 с высокой скоростью в осветленном лесу весной. В течение вегетации скорость фотосинтеза листьев варьировала незначительно (рис. 2). Это свидетельствует о приспособленности растений к световому режиму среднетаежных сообществ.

Фотосинтетический аппарат *A. reptans* хорошо адаптирован к умеренным температурам среднетаежной подзоны и способен акклимироваться к изменению погодных условий вегетационного периода. В типичный по термальным условиям сезон 1997 г. (средняя температура воздуха – 11.6°C) и недостатке влаги (сумма осадков – 260 мм) диапазон оптимальных для фотосинтеза температур находился в пределах 8–16°C (рис. 3б). При насыщающей освещенности около 50 Вт/м^2 и оптимальной температуре листья изученного вида фотосинтезировали с максимальной скоростью 6–8 мг CO_2/(дм^2 ч). При температуре 6–7°C растения были способны ассимилировать CO_2 со скоростью 60–80% от максимальной, а свыше 25°C их фотосинтез сильно подавлялся. Показана спо-

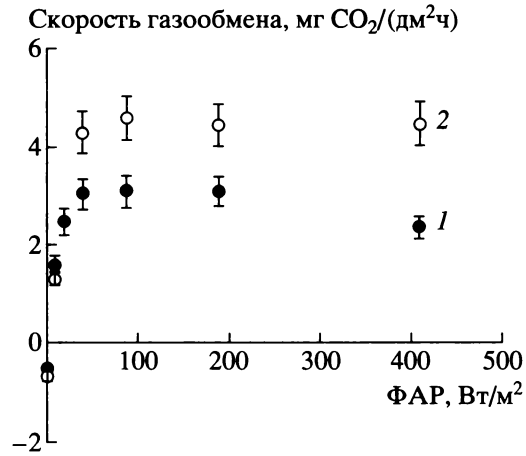


Рис. 1. Световая зависимость фотосинтеза листьев растений *Ajuga reptans*, произрастающих под пологом леса (*1*) и выращенных на делянке (*2*), июнь 1996 г. (n = 6–10). ФАР – фотосинтетически активная радиация.

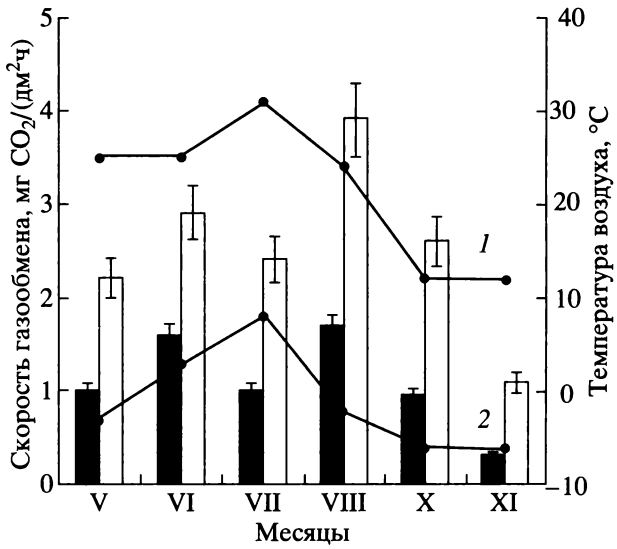


Рис. 2. Сезонный ход фотосинтеза листьев *Ajuga reptans* и температуры воздуха, 1996 г. (n = 6–10).
Светлая гистограмма – максимальная скорость поглощения CO_2 ($Ф_{макс}$); темная гистограмма – скорость поглощения CO_2 при интенсивности радиации приспособления ($Ф_{ИРП}$). Среднемесячная температура воздуха: *1* – максимальная и *2* – минимальная.

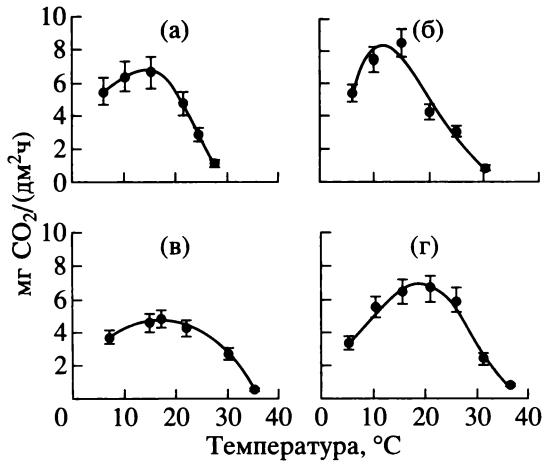


Рис. 3. Температурная зависимость фотосинтеза листьев *Ajuga reptans* в разные годы и периоды вегетации: а – июнь 1997 г., зимнезеленые листья; б – июнь 1997 г., летнезеленые листья; в – июль 1996 г.; г – август 1998 г. (n = 6–10).

собность к смещению температурного оптимума на 2–6°С в соответствии с изменениями термальных условий среды и увлажненности. Во влажном сезоне вегетации 1996 г. (сумма осадков – 375 мм), а также теплом сезоне 1998 г. (средняя температура воздуха – 12.9°С) выявили (рис. 3в, 3г) сдвиг оптимума фотосинтеза в сторону высоких температур (10–22°С). Это свидетельствует о функциональной пластичности и запасе прочности фотосинтетического аппарата.

Как и в центральной части ареала, на северном пределе у *A. reptans* хорошо выражено явление перезимовки с зелеными листьями. Листья сохраняли способность к фотосинтезу поздней осенью после заморозков и ранней весной после перезимовки (см. рис. 2). Перезимовавшие листья мало отличались от летнезеленых по скорости и температурной зависимости фотосинтеза (см. рис. 3а, 3б). Сохранение ассимиляционным аппаратом функциональной активности при пониженных температурах способствовало раннему началу ассимиляционной деятельности у перезимовавших листьев. Эта адаптивная стратегия обеспечивала рост растений в весенне-летний период (конец мая – начало июня).

Достижению холодоустойчивости и сохранности фотосинтетического аппарата в осенний период способствовало накопление растворимых углеводов (до 35 мг/г сырой массы) и свободных аминокислот (до 2 мг/г сырой массы). При этом ассимиляционный аппарат подвергался некоторым структурно-функциональным перестройкам, выраженным в снижении числа гран в тилакоидах (меньше 10), уменьшении размеров хлоропластов, гидролизе крахмала, частичном разрушении хлорофиллов и каротиноидов (на 25–30%). Большое значение для выживания зимнезеленых листьев *A. reptans* имеет то, что растение растет в приземном слое, где оно защищено снеговым покровом и лесным опадом. Адаптированность вида к отрицательным температурам позволяет ему хорошо переносить осенние заморозки и зимние температуры.

Несмотря на низкие скорости фотосинтеза (4–8 мг CO_2/(дм^2 ч), ассимилирующие органы *A. reptans* в течение вегетации характеризовались сравнительно высоким уровнем дыхания (1–3 мг CO_2/(г ч)). Такие величины свойственны многим возделываемым на Севере культурным растениям (Головко, 1999). Повышенная дыхательная способность обеспечивала энергетические потребности роста растений в холодном климате.

Таким образом, выявленные на функциональном уровне физиологическая пластичность, устойчивость к неблагоприятным условиям среды и высокая степень теневыносливости обеспечивали произрастание и выживание неморального вида *A. reptans* в подзоне средней тайги.

Организменный уровень. По сравнению с южными северные растения *A. reptans* имели меньшие размеры (длину листьев, площадь листовой поверхности, число столонов на парциальный побег) и биомассу (см. таблицу). Известно, что распределение ресурсов у живых организмов направлено на повышение их приспособленности. Наблюдаемое нами уменьшение размеров растений, сокращение числа вегетирующих структур можно рассматривать как адаптивную реакцию в экотопически неблагоприятных условиях, способствующую выживанию и сохранению вида на европейском Севере.

Изучение онтогенеза *A. reptans* на северной границе ареала позволило выделить 4 периода и 8 возрастных состояний: латентный (семена), прегенеративный (проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное), генеративный (генеративное) и постгенеративный (сенильное и этап отмирания). Одной из особенностей является хорошо выраженное имматурное возрастное состояние вида, когда парциальный побег в виде розетки листьев с недоразвитыми пазушными почками существует в течение нескольких лет (Тетерюк, 1996).

Схемы онтогенеза особи и парциального побега *A. reptans* представлены на рис. 4. Были обнаружены следующие варианты: с последовательным прохождением всех онтогенетических состояний, с пропуском одного из них или нескольких, отмирание на разных этапах развития. Выявлено наличие временной (динамической) поливариантности, в основе которой лежала ди- и полицикличность развития генеративных рамет. Результаты анализа с учетом их календарного возраста показали, что возможны нормальные темпы развития парциального побега, или дициклическое

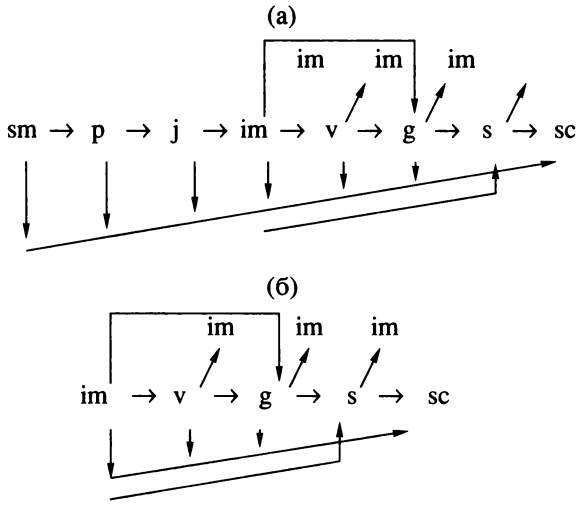


Рис. 4. Схема онтогенеза особи (а) и парциального побега (б) *Ajuga reptans* и его поливариантность в подзоне средней тайги: sm – семена; p – проростки и всходы; j – ювенильные; im – имматурные; v – виргинильные; g – генеративные; s – сенильные; sc – отмирающие.

развитие, когда цветение происходило на второй год жизни (рис. 5). Это характерно для центральной части ареала. В районе исследований дициклическое развитие встречалось редко, лишь в наиболее благоприятных экотопических условиях. Большинство ремет на северной границе ареала развивалось замедленно. У них наблюдалась задержка в имматурном и виргинильном возрастных состояниях, у генет – в ювенильном, имматурном и виргинильном. Их цветение наступало на третий или последующие годы жизни. Подобные изменения циклов развития в разных частях ареала вида ранее были отмечены для *Poa annua* L., *Cochlearia arctica* Schlecht. Ex DC. и *Androsace septentpionalis* L. (Горышина, 1979).

Считается (Жукова, 1995), что поливариантность онтогенеза повышает адаптивные возможности видов. Снижение процессов жизнедеятельности северных растений и неблагоприятные эдафические условия среды в естественных местообитаниях подзоны средней тайги не могут обеспечить достаточно высокую интенсивность накопления биомассы и приводят к замедленному развитию вида. Полициклическое развитие большей части ремет и генет, четкую выраженность имматурного возрастного состояния, поливариантность онтогенеза, которая реализуется через разные варианты их развития и темпы прохождения возрастных состояний, можно рассматривать как онтогенетическую адаптацию вида к условиям Севера.

Популяционный уровень. В результате исследований был составлен базовый возрастной спектр для *A. reptans* в подзоне средней тайги (рис. 6). Он левосторонний с преобладанием имматурной возрастной группы, что обусловлено развитием большинства парциальных побегов по полициклическому типу. Полученный спектр отличался от такового в зоне широколиственных лесов, в котором доминировали генеративные растения (Смирнова, 1987). Это отражает общие закономерности развития вида на границе ареала.

Возрастной спектр также свидетельствует о замедлении смены поколений вида в подзоне средней тайги, снижении активности семенного и вегетативного размножения. Вместе с тем выявлено изменение значимости разных типов размножения в самоподдержании ценопопуляций *A. reptans*. Ведущую роль играет вегетативное. В сероольшаниках, мелколиственных и смешанных хвойно-мелколиственных сообществах в возрастных спектрах наблюдали относительно высокий процент виргинильных растений с максимально возможным в районе исследований числом столонов (от 2 до 4). Генеты встречались здесь крайне редко.

Семенное размножение не играет значительной роли в поддержании численности популяций вида на границе ареала. Однако оно имеет важное значение, поскольку позволяет виду создавать запас жизнеспособных зачатков, захватывать новые удаленные территории, выживать при кризисных ситуациях ("Ценопопуляции растений...", 1988). К наиболее благоприятным эколого-фитоценотическим условиям для семенного поддержания ценопопуляций *A. reptans* отнесены

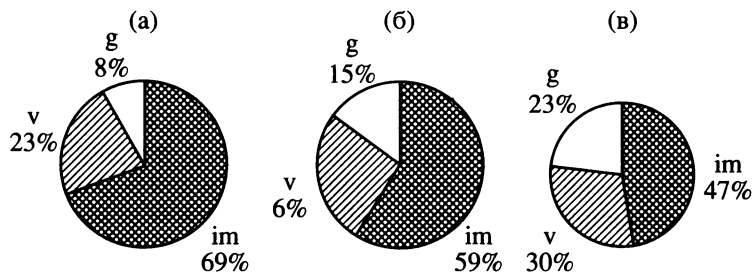


Рис. 5. Темпы развития парциальных побегов *Ajuga reptans* в подзоне средней тайги: раметы второго года жизни (а), третьего года жизни (б) и условного возраста, более 3 лет (в).

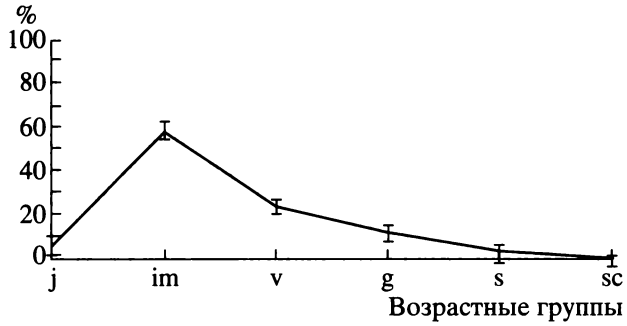


Рис. 6. Базовый возрастной спектр *Ajuga reptans* в подзоне средней тайги.

антропогенно нарушенные территории – сенокосные луга, вырубки и придорожные насыпи. В их возрастных спектрах генеративная возрастная группа составляла до 35%, были обнаружены проростки и ювенильные особи.

Таким образом, исследования показали изменение базового возрастного спектра вида на границе ареала, снижение активности семенного и вегетативного размножения. Ведущая роль в самоподдержании ценопопуляций переходит к вегетативному как менее энергозатратному и способствующему более высокой выживаемости потомства.

Биоценотический уровень. Одна из сторон адаптации вида к условиям существования – его "поведение", или жизненная стратегия. Существует несколько классификаций типов поведения растений (Раменский, 1971; Grime, 1979; Миркин, 1985; Смирнова, 1987). Основой служат три основных типа стратегии (конкурентоспособность, толерантность и реактивность).

В зоне широколиственных лесов с экотопически благоприятными условиями для модельного вида определены частные и общие, фитоценотически значимые, свойства поведения (Смирнова, 1987). *A. reptans* относится к видам с реактивной жизненной стратегией, для которых характерны минимальное время удержания территории, активное размножение и высокая скорость захвата новых местообитаний. В подзоне средней тайги наблюдали уменьшение биомассы и высоты ассимилирующей поверхности элементов ценопопуляции, замедление темпов их развития, увеличение сроков удержания раметами территории (см. таблицу). Скорость захвата новых площадей осуществлялась не столь активно, как в центральной части ареала. Это свидетельствует о снижении реактивных свойств жизненной стратегии *A. reptans* и увеличении толерантности в поведении вида на северной границе распространения под влиянием неблагоприятных экологических и фитоценотических условий. Признаки толерантности вида в наибольшей степени были выражены в спелых осинниках, березняках, смешанных хвойно-мелколиственных сообществах, в наименьшей – в нарушенных сообществах (придорожные насыпи, вырубки).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сохранению и выживанию неморального вида *A. reptans* на северной границе ареала способствовали адаптации на клеточном, организменном, популяционном и биоценотическом уровнях. Вид приспособился к условиям Севера благодаря физиологической пластичности, акклиматизации фотосинтетического аппарата к условиям среднетаежных лесов, устойчивости к действию пониженных температур. Способность к поливариантности онтогенеза, длительному пребыванию в прегенеративном состоянии позволяют *A. reptans* поддерживать свою численность в условиях, где процессы жизнедеятельности не могут обеспечить высокие темпы накопления биомассы и приводят к уменьшению размеров растений, числа вегетирующих структур, низкой активности семенного и вегетативного размножения. Морфофизиологические и популяционные особенности вида на границе ареала отразились на его жизненной стратегии.

Выращивание в культуре показало, что в подзоне средней тайги вид способен к ускоренному развитию в условиях высокой освещенности и отсутствии конкуренции за факторы среды (Дымова, Головко, 1998б). Это свидетельствует о том, что сравнительно низкие температуры и короткий вегетационный период не являются основными ограничивающими факторами для роста, развития и дальнейшего распространения вида. Вероятно, особенности развития *A. reptans* в местах естественного произрастания обусловлены сочетанием неблагоприятных эдафических условий (бедность подзолистых почв) и конкуренцией с другими видами за элементы питания.

Проведенные исследования позволяют дать прогноз относительно перспектив развития *A. reptans* в условиях глобальных изменений климата. Основываясь на морфофизиологических характеристиках и физиологической пластичности, можно полагать, что ожидаемое потепление климата, которое в северных широтах может составить 3–7°C, и удвоение концентрации CO_2 в атмосфере будут благоприятными для фотосинтетической функции, а следовательно, роста и развития растений. Все возрастающая площадь антропогенно нарушенных территорий также будет способствовать расширению современных границ этого вида с реактивной жизненной стратегией.

Авторы выражают глубокую благодарность д.б.н. О.В. Смирновой (ЦЭПЛ, г. Москва) за консультации в ходе выполнения работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Л.В., Тетерюк Л.В., Володин В.В., Колегова Н.А. Динамика содержания экдистероидов у *Ajuga reptans* L. на северной границе ее ареала (Республика Коми) // Раст. ресурсы. 1998. Вып. 4. С. 56–62.

Гармаш Е.В., Головко Т.К. CO_2-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиол. раст. 1997. Т.44. № 6. С. 854–863.

Гляд В.М. Определение моно- и олигосахаридов в растениях методом нормально-фазовой высокоэффективной хроматографии. Сыктывкар, 1999. 16 с. (Новые научные методики / Коми научный центр УрО РАН; вып. 55).

Головко Т.К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.

Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.

Дымова О.В., Головко Т.К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans* L.) // Физиол. раст. 1998а. № 4. С. 521–528.

Дымова О.В., Головко Т.К. Морфофизиологические аспекты вегетативного размножения *Ajuga reptans* L. // Репродуктивная биология растений на европейском Северо-Востоке. Сыктывкар, 1998б. С. 72–83. (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 158).

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Комарова Т.А. Соотношение внутрипочечных и внепочечных фаз в развитии побега *Ajuga reptans* L. (Lamiaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 4. С. 46–52.

Лукьянова Л.М., Локтева Т.Н., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив) / Под ред. Вознесенского В.Л. Апатиты, 1986. 130 с.

Мартыненко В.А. Границы неморальных видов на северо-востоке европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. С. 1441–1444.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.

Митина М.Б. Световые кривые фотосинтеза травянистых растений дубравы // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С.1454–1464.

Михайловская И.С., Кузьмичева Т.В. О проводящей системе укороченного побега живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.) // Бюлл. МОИП. 1974. Т. 79. № 3. С. 101–108.

Пручкин В.Д., Бондаренко В.В., Ларин В.Б. Лесные ресурсы и лесопромышленный комплекс // Республика Коми. Природные ресурсы и производительные силы. Сыктывкар, 1999. С. 121–131.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 333 с.

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; сем. Hippuridaceae – Lobeliaceae. СПб.: Наука, 1991. Т. 6. 200 с.

Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 216 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.

Сивков М.Д., Назаров С.К. Одноканальная газометрическая установка для измерения фотосинтеза и транспирации растений в полевых условиях // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М.: Наука, 1990. С. 55–64.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.

Старостина К.Ф. Особенности фотосинтеза бореальных кустарничков и трав в ельнике кислично-щитовниковом // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 6. С. 770–778.

Тетерюк Л.В. Особенности онтогенеза, демографии и жизненной стратегии живучки ползучей (*Ajuga reptans* L.) на северной границе ареала // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо(Востока России. Сыктывкар, 1996. С. 120–127. (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 149).

Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.

Bachmann M., Matile P., Keller F. Metabolism of the Raffinose Family Oligosaccharides in Leaves of *Ajuga reptans* L. Cold Acclimation, Translocation, and Sink to Source Transition: Discovery of Chain Elongation Enzyme // Plant Physiol. 1994. V. 105. № 4. P.1 335–1345.

Bachmann M., Keller F. Metabolism of the Raffinose Family Oligosaccharides in Leaves of *Ajuga reptans* L. Inter- and Intracellular Compartmentation // Plant Physiol. 1995. V. 109. № 4. P. 991–998.

Getty T. The Maintenance of Phenotypic Plasticity as a Signal Detection Problem // Amer. Nat. 1996. V. 148. № 2. P. 378–385.

Grime J.P. Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley, Chichester, England, 1979. 222 p.

Masarovicova E. Measurements of Plant Photosynthetic Activity // Handbook of Photosynthesis / Ed. Pessarakli M. New-York et.al.: Marcel Dekker, 1997. P. 769–801.

West-Eberhard M.J. Phenotipic Plasticity and Origins of Diversity // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1989. V. 20. P. 249–278.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 216–220

УДК 575:576.3:582.475.4

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

© 2001 г. А. К. Буторина, В. Н. Калаев, А. Н. Миронов, В. А. Смородинова, И. Э. Мазурова, С. А. Дорошев, Е. В. Сенькевич

Воронежский государственный университет
394693 Воронеж, Университетская пл., 1

Поступила в редакцию 10.06.2000 г.

Изучен характер цитогенетической изменчивости у дочерних популяций сосны обыкновенной из Воронежского лесхоза в зависимости от особенностей сбора семян (производственный, популяционный – от группы фенотипически нормальных деревьев в центре насаждения, индивидуальный – от плюсовых деревьев) и с учетом экологической ситуации в местах сбора семян (в экологически безопасных условиях и при загрязнении – химическом и физическом). Установлены показатели митотической активности (7–9%) и патологии митоза (до 5%), которые можно рассматривать как норму у сосны при оценке качества ее семенного потомства и при использовании сосны как тест-объекта при цитогенетическом мониторинге. Определены также границы изменчивости цитогенетических показателей и их спектр, позволяющие популяциям сосны поддерживать гомеостаз.

Ключевые слова: микроядра, митотический индекс, патологические митозы, популяция, радиоактивное загрязнение, сосна обыкновенная, ядрышковая активность.

Изучение структуры популяций видов лесных древесных растений имеет важное значение для определения правильной стратегии селекции и рационального использования лесных ресурсов. Генетическая дифференцированность структуры популяции направлена на максимальное использование условий среды и возможность адаптации при смене существующих условий (Кайданов, 1996). Эта дифференцированность проявляется в существовании групп особей, различающихся по генотипу и обусловленным этим морфологическим, физиологическим, биохимическим и цитологическим особенностям.

Показателем гомеостаза развития организмов является стабильность их цитогенетических характеристик на важнейших этапах онтогенеза. Это в первую очередь относится к таким характеристикам митоза – фундаментального процесса в онтогенезе организмов, как митотическая активность – количество пролиферирующих клеток, частота и спектр нарушений митоза, т.е. патологических митозов. Именно они определяют рост организма и играют особо важную роль на ранних этапах онтогенеза и при дифференциации тканей. Все события митоза генетически детерминированы (Инге-Вечтомов, 1989). Они сопряжены с многочисленными биохимическими, биофизическими и физиологическими процессами в клетке (Митрофанов, 1969), поэтому нарушения нормального прохождения митотического цикла неизбежно влекут за собой изменения в процессе жизнедеятельности клеток, с которых могут начаться и патологические процессы в организмах.

Цели наших исследований – оценка изменчивости указанных выше цитологических показателей митоза у семенного потомства деревьев сосны обыкновенной, как потенциально способного формировать структуру дочерних популяций, в зависимости от способа сбора семян (производственный, групповой – от фенотипически нормальных деревьев, индивидуальный – от плюсовых деревьев, а также с учетом специфики экологической ситуации в местах произрастания материнских деревьев). Выбор объекта исследования был продиктован тем, что сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одним из основных видов-лесообразователей на территории России и имеет важное хозяйственное и природоохранное значение. Поэтому то, каким будет качество ее будущих насаждений, не может быть безразличным для нынешнего поколения лесоводов.

Качество насаждений можно прогнозировать на основе результатов цитогенетических исследований семенного материала (Буторина, 1989). Традиционные методы определения качества семян, принятые в лесоводстве (определение массы 1000 семян, энергии прорастания, полевой и лабораторной всхожести, происхождение семян), не всегда позволяют получить корректную оценку. Масса семян может быть значительной вследствие полиэмбрионии (Селиванов, 1983), а всхожими были семена, проростки которых имели значительные цитологические аномалии, такие, например,

как кольцевые и дицентрические хромосомы (Исаков и др., 1977; Буторина и др., 1979; Сунцов, 1982; Козубов, Муратова, 1986; Муратова, 1991, 1992), добавочные хромосомы (Буторина и др., 1979; Шафикова, 1999), а также с соматической редукцией хромосом (Буторина и др., 1984).

Прямым и самым точным методом оценки качества потомства являются результаты его испытания в культурах, в том числе географических. Однако это очень дорогостоящий, длительный и трудоемкий процесс. Снизить затраты при проведении такого рода испытаний можно путем предварительной цитогенетической оценки потомства, позволяющей отслеживать мутантные формы и выделять материнские деревья (или популяции), продуцирующие быстрорастущее на ранних этапах онтогенеза потомство. Для этого нужно прежде всего изучить спектр изменчивости цитологических характеристик и частоту встречаемости патологических митозов у потомства сосны из высокобонитетного естественного насаждения в экологически чистых условиях. Эти характеристики, отражающие уровень спонтанного мутационного процесса и способность организмов к адаптации, могут быть использованы как эталон для оценки качества потомства сосны, полученного из семян, собранных в загрязненных насаждениях, с отдельных деревьев разных генотипов и при производственном сборе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все исследования проводили с использованием семян сосны обыкновенной от свободного опыления, собранных в осенне-зимний период 1998 г. в Воронежском лесхозе. В качестве контроля использовали семена из экологически чистой зоны – территории учебно-научного центра Воронежского госуниверситета (ВГУ) "Веневитиново", где, по данным Н.А. Щетинкина с соавт. (1992), уровни загрязнения растительного сырья радионуклидами и химическими соединениями не превышают ПДК, гамма-фон составляет 10–12 мкР/ч, содержание в почве ^{137}Cs (на период исследований) не превышало 0.1 Ки/км^2. Семена собирали в группе фенотипически нормальных деревьев (с 20 особей примерно 70–летнего возраста) в глубине естественного насаждения. Семена плюсовых деревьев – ЭС-12 и ВЗ-16, также произрастающих на "чистой" территории, были собраны отдельно и вместе с семенами производственного сбора любезно предоставлены нам для исследований А.И. Чернодубовым.

Содержание радиоактивного ^{137}Cs в почве определено сотрудниками кафедры ядерной физики ВГУ по стандартной методике (ГОСТ 30108-94. Материалы и изделия. Определение удельной эффективной активности естественных радионуклидов), МЭД определяли с использованием прибора РКСБ-104.

На загрязненных территориях семена собирали в следующих местах: 1) Воронежский государственный заповедник (ВГЗ) – в районе радиоактивного пятна с загрязненностью почвы ^{137}Cs 0.45 Ки/км^2, уровень гамма-фона составлял 17 – 20 мкР/ч; 2) семенное потомство сосны из двух пунктов Воронежской области – Верхняя Тойда (2 дерева) и Репьевка (3 дерева), подвергшихся воздействию радиации вследствие аварии на ЧАЭС; к осени 1998 г. на указанной территории активность ^{137}Cs в почве составила: 0.19 Ки/км^2 (гамма-фон 15–18 мкР/ч) и 0.41 Ки/км^2 (гамма-фон 16–20 мкР/ч) соответственно.; 3) в 1-км зоне Нововоронежской АЭС, где предположительно ведущими загрязнителями являются тяжелые металлы и возможны синергические эффекты выбросов АЭС (радиоактивные благородные газы – изотопы радона ^{222}Rn, ^{220}Rn, ^{219}Rn) и ^{85}Kr) и других загрязнителей (гамма-фон на этой территории не превышал 12–14 мкР/ч), сбор семян осуществляли с 28 деревьев; 4) в связи с увеличивающимся вкладом в загрязнение окружающей среды выхлопных газов автотранспорта и наличием значительной рекреационной нагрузки в парковых зонах города проведено также изучение влияния этих антропогенных факторов на качество семян деревьев из насаждений вдоль оживленной городской автотрассы – ул. Южно-Моравской (Юго-Западного микрорайона г. Воронежа) (всего проанализировано потомство от 5 деревьев). Ведущим загрязнителем в этом микрорайоне являются выхлопные газы автотранспорта ("Доклад о состоянии...", 1999). При изучении семенного потомства сосны использовали смеси семян, полученных от деревьев, произрастающих на этих территориях (без идентификации материнских деревьев).

Свежесобранные семена проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в термостате при температуре 25°С. Проростки с корешками, достигшими длины 0.5–1 см, фиксировали уксусным алкоголем (1 часть ледяной уксусной кислоты и 3 части 96%-ного этилового спирта). Для определения суточной динамики митотической активности фиксацию материала проводили в течение суток через каждые два часа. Суточную ритмику митотической активности определяли для проростков семян, собранных в районе "Веневитиново", и семян производственного сбора из Усманского бора. Проростки семян со всех остальных территорий фиксировали в 9 ч утра по зимнему времени. Микропрепараты изготавливали по описанной ранее методике (Butorina, Evstratov, 1996). Просмотр микропрепаратов осуществляли на микроскопе LABOVAL-4 (Carl Zeiss, Jena).

Исследовали следующие цитогенетические характеристики проростков семян: митотическую активность (МА), уровень и спектр патологий ми-

Цитогенетические характеристики семян сосны обыкновенной из разных мест сборов в 1998 г.

Место сбора семян	Количество просмотренных препаратов, шт.	Общее число просмотренных клеток, шт.	МИ, %	ПМ, %	Частота встречаемости микроядер, %
Веневитиново	20	20351	9.4 ± 0.6	3.2 ± 0.4	0
ЭС-12	10	13990	6.8 ± 0.3	1.6 ± 0.4	0
ВГЗ (плюсовое дерево ВЗ-16)	17	49771	7.6 ± 0.4	1.2 ± 0.2	0.01 ± 0.01
Усманский бор (производственный сбор)	11	20511	5.3 ± 0.4	7.7 ± 1.6	0.02 ± 0.01
Юго-Западный микрорайон г. Воронежа	11	20787	4.9 ± 0.4	6.9 ± 1.2	0.01 ± 0.01
Загрязненные радионуклидами территории ВГЗ	8	14632	7.1 ± 0.5	5.4 ± 0.9	0.13 ± 0.06
Верхняя Тойда	6	6092	10.2 ± 0.4	3.0 ± 0.7	0.17 ± 0.05
Репьевка	7	7092	12.1 ± 0.6	2.8 ± 0.7	0.10 ± 0.04
1-км зона Нововоронежской АЭС	50	60000	8.1 ± 3.5	3.1 ± 3.0	0.02 ± 0.01

тоза (ПМ), ядрышковую активность (ЯА). О митотической активности судили по митотическому индексу (МИ), который определяли как долю делящихся клеток от общего числа учтенных меристематических клеток (%); ПМ подсчитывали как отношение числа клеток с нарушениями митоза к общему числу делящихся клеток (%) и классифицировали по И.А. Алову (1965). Под ЯА понимали процентное соотношение клеток с 1, 2, 3 ... *n* ядрышками в изучаемой выборке – процент клеток с *n* ядрышками считали как отношение клеток с *n* ядрышками к общему числу интерфазных клеток. Подсчитывали также количество (%) клеток с микроядрами (отношение числа клеток с микроядрами к общему числу интерфазных клеток).

Полученные данные обрабатывали с использованием статистического пакета программ Stadia.

Суточная митотическая активность у семенного потомства фенотипически нормальных деревьев сосны из района "Веневитиново" (*1*) и Усманского бора (*2* – производственный сбор).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Представление о суточной митотической активности у сосны обыкновенной в клетках меристемы корешков проростков дает рисунок, на котором видны два пика МА – в 9 и 21 ч, т.е. у сосны обыкновенной имеется два синхронизированных пула делящихся клеток. Митотическая активность определяет энергию роста. Помимо генетической обусловленности этого показателя, на его проявление могут оказывать значительное влияние и факторы внешней среды, например малые дозы радиации и химических мутагенов в некоторых случаях стимулируют митотическую активность (Буторина и др., 1991; Нариманов, Корыстов, 1997), а высокие – ингибируют (Митрофанов, 1969). Результаты изучения цитологических характеристик митоза у семенного потомства сосны обыкновенной в зависимости от особенностей сбора и экологической обстановки в местах сбора семян приведены в таблице.

Судя по полученным данным, изменчивость показателей митотического индекса (от 5.8 до 13.3% при среднем значении 9.4%) у потомства сосны из Веневитиново (фиксация в 9 ч утра) обеспечивает устойчивость популяции. У плюсового дерева ЭС-12 пределы такой изменчивости составляет от 5.0 до 8.4% при среднем значении 6.8%, что указывает на более узкую приспособленность потомства данного дерева к конкретным условиям среды и, возможно, на сдвиг пика митотической активности. Проростки семян плюсового дерева ВЗ-16 по размаху изменчивости МИ сходны с контролем (5.5–11.1%), среднее значение МИ – 7.6%. У деревьев из ВГЗ, произрастающих в пределах "радиоактивного пятна", колебания МИ составляли от 4.8 до 8.7%, в среднем 7.1%. Снижение митотического индекса в исследованных выборках наблюдали у проростков семян производственного сбора (1.8–7.0%, в среднем 5.3%) и собранных в Юго-Западном микрорайоне г. Воронежа (3.2–7.5%, в среднем 4.9%). Депрессию МА у проростков семян сосны произ-

водственного сбора можно, по-видимому, объяснить тем, что семена собирали с доступных для этих целей низкорослых деревьев. Это так называемые минусовые деревья, чей фенотип может быть обусловлен либо их мутантной природой, либо неблагоприятными условиями произрастания.

На практике нередко осуществляется сбор семян с опушечных деревьев, которые в наибольшей степени подвергаются антропогенному стрессу. В городских насаждениях такой стресс еще более существенен и усиливается также выхлопными газами автотранспорта, что в совокупности подавляет пролиферативную активность и ростовые процессы. У проростков семян сосны из В. Тойды и Репьевки МИ был выше, чем в других вариантах. Средняя величина патологических митозов у исследованных сеянцев была небольшой (3 и 2.8%), но в пределах выборки по этим двум вариантам она различалась до 4 раз (от 1.1 до 5.8%). Можно предположить, что среди потомства сосны присутствуют радиоустойчивые формы, так как у одного из 13 проростков МИ и уровень ПМ не выходили за пределы контрольных значений. У потомства сосны с территории ВГЗ наблюдается значительная изменчивость по числу патологических митозов (от 1.9 до 9.5%). Возможно, это подтверждает высказанное выше предположение о присутствии в данной выборке семян радиочувствительных и радиорезистентных форм.

Варьирование МИ у потомства сосны из 1-км зоны Нововоронежской АЭС значительно и составляет от 8.1 до 14.0% , что можно рассматривать как свидетельство неблагоприятной обстановки вокруг станции. О том же свидетельствует высокая частота ПМ (до 17.0%).

Размах изменчивости по числу патологических митозов в выборке семян производственного сбора наибольший (от 1.6 до 17.4%), но минимальному числу ПМ соответствует и минимальное значение МИ. Меньший размах изменчивости по числу ПМ (от 3.2 до 14.6%) наблюдается в выборке из Юго-Западного микрорайона, но ситуация при этом сходная с предыдущей. Патологический митоз может стать источником геномных мутаций и хромосомных аберраций (Алов, 1965). По частоте встречаемости нарушений митоза можно судить об интенсивности мутационного процесса в клеточных популяциях организма, по спектру нарушений – о степени повреждения генетического материала, т.е. совместимости с жизнью возникающих повреждений.

Патологические митозы, как правило, имеют место в пролиферирующих тканях у всех организмов как следствие влияния внутриклеточных метаболитов, возникающих в ходе обменных процессов. Они определяют уровень спонтанного мутационного процесса у организма, с которым обычно справляются его системы репарации. Этот уровень может быть несколько дополнен влиянием случайных флуктуаций внешних факторов, не выходящих, однако, за пределы лимитирующих значений. Судя по полученным нами данным, за норму у сосны можно принять число патологий митоза, не превышающее 5%. Спектр ПМ во всех исследованных вариантах был в общих чертах сходным; это в основном нарушения, связанные с повреждением хромосом: отставание хромосом в метакинезе и анафазе, простые и сложные мосты в анафазе и телофазе с фрагментами и без фрагментов. Однако в районе Нововоронежской АЭС отмечается преобладание в общем спектре ПМ мостов и снижение нарушений, связанных с образованием фрагментов хромосом, что, по мнению некоторых авторов (Симаков, 1983), отражает возрастание репарационных способностей объектов и возможную адаптацию их к стрессовому (радиационному) воздействию.

Микроядра, появляющиеся вследствие отставаний хромосом в митозе и протекания многополюсных митозов, а следовательно, отражающие нарушения генетического аппарата в клетках, были обнаружены нами с наибольшей частотой среди проростков семян с радиационно загрязненных территорий, а в других местах они отмечались в единичных случаях. Ядрышковая активность у сосны способна изменяться в широких пределах, что проявляется в присутствии в клетках от 1 до 12 ядрышек, причем количество ядрышек возрастает в экстремальных условиях, например у сосны, произрастающей на болоте (Буторина и др., 1979; Седельникова, 1997). Во всех исследованных выборках преобладали клетки, имеющие от 4 до 8 ядрышек, что соответствует 2–4 парам хромосом с функционирующими ядрышковыми организаторами.

По изменчивости цитогенетических показателей потомства плюсовых деревьев можно предположить, что оно при данном составе опылителей будет обладать хорошими наследственными особенностями и будет достаточно однородным по показателям роста. Однако, поскольку результаты испытания семилетнего потомства деревьев ЭС-12 и ВЗ-16 (Иевлев, Исаков, 1988) показывают, что потомство дерева ЭС-12 является более быстрорастущим, а МИ на 9 ч утра у него ниже, чем у ВЗ-16, можно предположить наличие у ЭС-12 наследственно обусловленного сдвига пика МА. Это свидетельствует о необходимости определения именно суточной МА для предварительной цитогенетической оценки потомства индивидуальных деревьев.

Характер цитогенетической изменчивости в выборке семян популяционного сбора позволяет предположить, что при этом имели место нарушения инструкции их сбора и что цитологический контроль таких семян может иметь важное значение для обеспечения качества создаваемых искусственных популяций. Характер изменчивости цитогенетических характеристик у потомства деревьев сосны с загрязненных территорий можно

рассматривать как свидетельство нежелательности использования их семян для создания лесонасаждений.

На основании проведенных исследований можно говорить о широком спектре изменчивости цитогенетических показателей сосны обыкновенной, обеспечивающих возможность обитания этого вида в различных экологических условиях. Ранее (Butorina et al., 1997) было показано, что при сильном загрязнении (острое облучение древесных растений в 30-км зоне Чернобыльской АЭС в 1986 г.) спектр изменчивости цитогенетических показателей в некоторых случаях может быть более узким, чем в нормальных условиях, за счет гибели клеток с несовместимыми для жизни нарушениями. В данном эксперименте спектр нарушений в опыте шире контрольного, что, возможно, связано с более низким уровнем загрязнения на исследуемых территориях. Варьирование цитогенетических показателей семенного потомства отдельных деревьев сильно зависит от генотипа материнских деревьев (плюсовый, нормальный, минусовый) и может быть больше или меньше среднепопуляционного, который следует рассматривать как эталонный при оценке качества семенного потомства сосны. В целом это соответствует и показателям всхожести семян: высоким в популяционной выборке (от фенотипически нормальных деревьев) – до 90% и низким у семян производственного сбора – до 60%.

Авторы выражают благодарность сотрудникам кафедры ядерной физики Воронежского госуниверситета А.Г. Бабенко и В.М. Вахтелю за проведенный анализ содержания ^{137}Cs в почвенных пробах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алов И. А. Патология митоза // Вестник АМН СССР. 1965. № 11. С. 58–66.

Буторина А.К., Мурая Л.С., Исаков Ю.Н. Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248. № 4. С. 977–979.

Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н. Особенности регуляции ростовых процессов у сосны обыкновенной на хромосомном уровне // Молекулярные механизмы регуляции генетических процессов: Тез. докл. 4-го Всесоюзн. симпоз. М., 1979. С. 30.

Буторина А. К. Способ предварительной генетической оценки отобранных плюсовых деревьев для создания клоновых и семенных плантаций // Лесохозяйственная информация, рекомендуемая для внедрения. М.: ВНИИЦ Лесресурс, 1989. Вып. 8. С. 8–12.

Буторина А. К., Исаков Ю. Н., Косиченко Н. Е., Пожидаева И. Н. Влияние радиационного загрязнения на древесные растения // Генетика и селекция в лесоводстве. М., 1991. С. 66–72.

Буторина А.К., Исаков Ю.Н., Мурая Л.С. Соматическая редукция хромосом у сосны обыкновенной // Цитология. 1984. Т. 26. № 7. С. 852–855.

Доклад о состоянии окружающей природной среды города Воронежа в 1998 году. Воронеж: Истоки, 1999. 35 с.

Иевлев В.В., Исаков Ю. Н. Гибриды сосны обыкновенной, полученные на основе разных подходов к подбору пар // Гибридизация лесных древесных пород. Воронеж, 1998. С. 7–14.

Инге-Вечтомов С. Г. Генетика с основами селекции. М.: Высш. школа, 1989. 591 с.

Исаков Ю.Н., Буторина А.К., Мурая Л.С. Геномные мутанты хвойных пород // Тезисы докл. 3-го съезда Всесоюзн. общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова: Л., 1977. Т. 1. 196 с.

Кайданов Л. З. Генетика популяций. М.: Высш. школа, 1996. 320 с.

Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). Л.: Наука, 1986. 192 с.

Митрофанов Ю. А. Радиочувствительность клеток в различных фазах митотического цикла // Усп. соврем. генетики. 1969. Т. 2. С. 125–160.

Муратова Е.Н. Хромосомные мутации у сосны обыкновенной в Южном Забайкалье // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1991. № 5. С. 689–699.

Муратова Е.Н. Кариологический анализ хвойных Сибири на границе ареалов // Тезисы докл. 3-го совещания по кариологии. СПб., 1992. С. 37–38.

Нариманов А.А., Корыстов Ю.Н. Стимулирующее действие малых доз ионизирующего излучения на развитие растений // Радиационная биология. Радиоэкология. 1997. Т. 37. Вып. 3. С. 312–319.

Седельникова Т.Г. Применение цитогенетического метода для диагностики качества потомства материнских деревьев в болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной // Генетика и селекция на службе лесу: Воронеж, 1997. С. 56–58.

Селиванов А.С. Многозародышевость семян и селекция. Перспективы использования и пути создания многозародышевых форм культурных растений. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1983. Ч. 1. 88 с.

Симаков Е.А. О пострадиационном восстановлении цитогенетических повреждений в проростках семян разных форм картофеля // Радиобиология. 1983. Т. 23. Вып. 5. С. 703–706.

Сунцов А.В. Спонтанные хромосомные мутации у сосны обыкновенной в Туве // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1982. Вып. 3. № 15. С. 55–58.

Шафикова Л.М. Цитогенетические особенности сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1999. 20 с .

Щетинкин Н.А., Пашков А.Н., Немых В.Н. и др. Минеральный состав и загрязненность радиоактивными веществами некоторых травянистых растений пригородной зоны г. Воронежа // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Воронеж, 1992. Вып. 2. С. 209 –219.

Butorina A.K., Evstratov N. The first detected case of amitosis of pine // Forest Genetics. 1996. V. 3. № 3. P. 137–139.

Butorina A.K., Kosichenko N.E., Isakov Y.N., Pozhidaeva I.M. The effects of irradiation from the Chernobyl nuclear power plant accident on the cytogenetic behavior and anatomy of trees // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species. Zagreb, 1997. P. 211–226.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 221–224

УДК 581.522

МЕТОДИКА ОЦЕНКИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЛИСТЬЕВ ЗЕМЛЯНИКИ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

© 2001 г. В. В. Корона*, С. А. Дубровная**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

**Марийский государственный университет
424000 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

На примере оценки морфологического разнообразия листьев земляники предлагается методика сопоставления полиморфных признаков. Сопоставление начинается с выделения факторов, задающих форму листа, и определения основных направлений ее изменчивости. Выделенные направления служат координатами пространства возможных реализаций. Полиморфные множества реальных листьев из отдельных популяций отличаются тем, что заполняют различные области этого пространства.

Ключевые слова: земляника, лист, морфология, морфогенез.

Наиболее типичным для земляники (*Fragaria vesca* L.) является тройчатый лист, но исследование серии "возрастных состояний" (Работнов, 1950; Уранов, 1960; Жукова, 1995) растения показывает, что это не единственная его форма. Первые листья проростков всегда простые, затем лопастные и только примерно пятый и последующие принимают типичную тройчатую форму. В пределах этой формы в свою очередь наблюдаются отклоняющиеся варианты строения – листья с четырьмя и пятью листочками. Возникает вопрос: возможно ли сопоставление различных популяций растений по особенностям строения листьев, если изучаемый признак представляет собой полиморфное множество?

Забегая вперед, ответим, что сопоставление возможно, если предварительно а) выделены факторы, задающие форму листа и предопределяющие тем самым основные направления ее изменчивости, б) построено пространство возможных реализаций этих факторов и в) получены частотные характеристики реальных морфотипов, встречающихся в данной популяции. Пространство возможных реализаций представляет собой как бы карту местности, а частотные характеристики дополняют ее сведениями о реальном "перепаде высот". В итоге мы получаем "поверхность отклика" определенной конфигурации. Эта "поверхность" и является искомой, операционально доступной формой полиморфного признака, поскольку ее конфигурация будет меняться при переходе от одной популяции к другой. Построение и анализ "поверхностей отклика" представляет собой наиболее адекватный прием изучения популяционной изменчивости. Покажем применение этого приема на примере анализа морфологического разнообразия листьев земляники, ограничиваясь решением двух первых задач.

Выделим два основных фактора, задающих конкретный облик листа. Назовем первый из них структурным, а второй – геометрическим. Допустим, структурный фактор определяет осевое строение листа земляники, а геометрический – форму его контура. В осевой системе будем различать центральную и отходящие от нее боковые оси. Морфологическим отображением осевой системы служит система жилкования. Центральная ось листа земляники представлена черешком и его продолжением – главной жилкой верхнего листочка. Боковыми осями считаются все отходящие от нее жилки, в том числе и те, которые являются главными жилками боковых листочков.

Поскольку центральная ось всегда одна, а боковых несколько, будем различать по порядкам и нумеровать только боковые оси. Главные жилки боковых листочков учитываются в нашем случае как первая пара боковых осей 1-го порядка (нумерация осей ведется от основания листа). Аналогично боковыми осями 2-го порядка называются все жилки, отходящие от боковых жилок 1-го порядка. Таким образом, у типичного тройчатого листа боковые жилки его верхнего листочка являются боковыми осями 1-го порядка, а боковые жилки боковых листочков будут уже осями 2-го порядка. Единообразие номенклатуры осей позволяет упорядочить все листья земляники, простые и сложные, в единый структурный ряд (Корона, 1987).

На рис. 1 схематично представлены первые члены этого ряда. Для простоты изображены

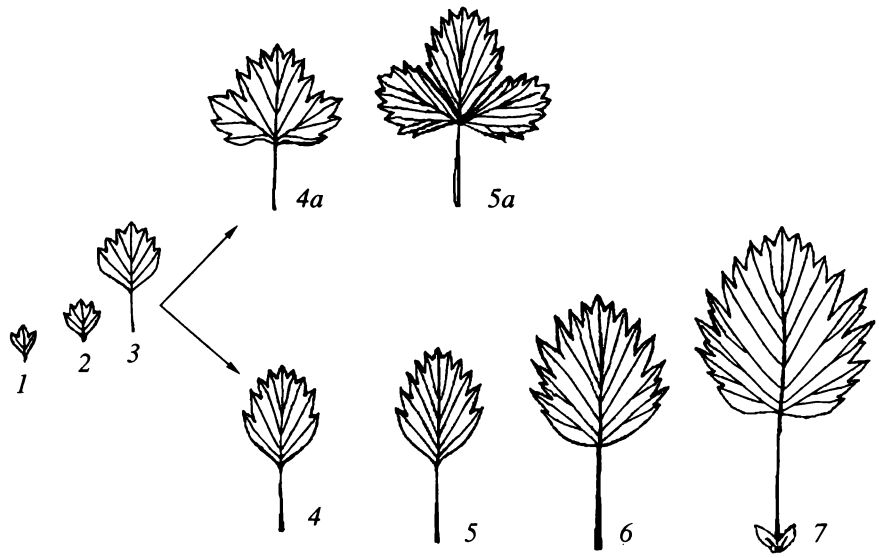


Рис. 1. Последовательное усложнение осевой структуры листа земляники, представленное серией структурных типов. Номер типа определяется по числу пар боковых осей 1-го порядка.

только симметричные варианты строения, хотя реальные листья в большей или меньшей степени асимметричны. Листья расположены по возрастающему количеству пар боковых осей 1-го порядка. Схема показывает, что структурный ряд листьев земляники начинается как одна морфотипическая серия, которая затем подразделяется на две. Начало серии составляют простые цельные листья с зубчатым краем. Это самые первые листья земляники, они отличаются мелкими размерами и содержат одну, две или три пары боковых осей 1-го порядка, каждая из которых оканчивается зубчиком. В дальнейшем, по мере увеличения числа боковых осей, листовая пластинка либо остается цельной, либо начинает расчленяться. В тех редких случаях, когда она остается цельной, в итоге образуются однолисточковые формы. Но чаще уже на четвертом или пятом шаге развития осевой структуры (за один шаг принимается появление новой пары боковых осей 1-го порядка) начинается расчленение листовой пластинки. На ней появляются надрезы, отделяющие первую, нижнюю, пару боковых осей от последующих. Это начинает действовать второй (геометрический) фактор формообразования, изменяющий форму контура фигуры. Простой цельный лист с зубчатым краем превращается в лопастно-зубчатый. Далее, на следующем шаге, глубина расчленения увеличивается, и трехлопастной лист становится трехраздельным. Так возникает типичный тройчатосложный лист земляники.

Принимая во внимание относительную независимость структурного и геометрического факторов формообразования и "градуальность" действия (выражаемую числом шагов усложнения осевой структуры или глубиной расчленения листовой пластинки), их можно формально представить как ортогональную систему координат, очерчивающую некую координатную плоскость. Каждому конкретному листу будет соответствовать определенная точка на этой плоскости, координатами которой служат численные значения формообразующих факторов. Полученная координатная плоскость является пространством возможных реализаций, включающим все потенциально возможные формы листа земляники.

Понятие "пространство возможных реализаций" совпадает по смыслу с понятием "эпигенетический ландшафт" и связанными с ним представлениями о программированности морфогенеза (Боннер, 1967) и существовании устойчивых морфогенетических траекторий (Уоддингтон, 1970). В данном случае мы не высказываем ничего принципиально нового, а лишь адаптируем известные идеи применительно к задачам изучения растительных популяций. И хотя концепция креода была сформулирована более четверти века назад, тот факт, что любой "точечный" признак организма является "ландшафтным" в популяции, т.е. форма его распределения отображает не столько случайные отклонения от среднего, сколько структуру "поверхности отклика", далеко еще не стал общим местом. Поэтому конкретизация представлений о пространстве возможных реализаций признака как составной части эпигенетического ландшафта популяции остается актуальной задачей.

Итак, разнообразие форм листа земляники можно задать в первом приближении системой двух переменных. Эта система очерчивает дву-

мерное пространство возможных реализаций, движение в котором вдоль одной координатной оси морфологически проявляется как изменение степени структурной сложности листа, а вдоль другой – как изменение глубины расчленения листовой пластинки. Эти ортогональные перемещения по координатной плоскости логично назвать основными направлениями морфологической изменчивости, поскольку все остальные направления формально являются их производными.

По какому же пути происходит формирование типичных листьев земляники? Закономерное изменение морфотипического облика (превращение простых цельных в тройчато-сложные по мере усложнения осевой структуры) позволяет сказать, что в процессе индивидуального развития они как бы переходят с одной морфогенетической траектории на другую. Исходное направление ведет к простому цельному листу с зубчатым краем, но движение по этому пути обычно заканчивается на третьем шаге, а на четвертом развивающаяся система "сворачивает" на другой путь и проходит по нему еще пять-шесть шагов. Поэтому число пар боковых осей 1-го порядка у типичного листа земляники в среднем достигает восьми-девяти пар.

О реальных морфогенетических механизмах этого "переключения" ничего не известно. Можно только предположить, что, как и в других подобных случаях, мы наблюдаем реакцию системы на превышение какого-то критического (порогового) значения одного из формообразующих параметров. В нашем случае критической величиной является степень структурной сложности листа, численно равная трем парам боковых осей 1-го порядка. Превышение этого значения "включает" процесс расчленения листовой пластинки, отделяющей "лишнюю" (нижнюю, самую первую) пару боковых осей от последующих.

Если способность к пороговым реакциям по каким-либо причинам утрачивается, то формируется простой цельный лист, достигающий такой же степени структурной сложности, что и типичные тройчатые формы. Если же эта способность продолжает сохраняться и далее, то по мере усложнения листа происходит повторное (двухкратное) расчленение его пластинки, порождающее отклоняющиеся варианты строения.

Повторное расчленение происходит по той же схеме – отчленяется с последующим превращением в самостоятельный листочек самая нижняя боковая ось. У типичного тройчатого листа этот процесс может происходить двумя путями: а) отчленение нижней пары боковых осей у верхнего листочка, ведущее к возникновению непарноперистой пятилисточковой формы и б) отчленение пары нижних боковых осей у боковых листочков,

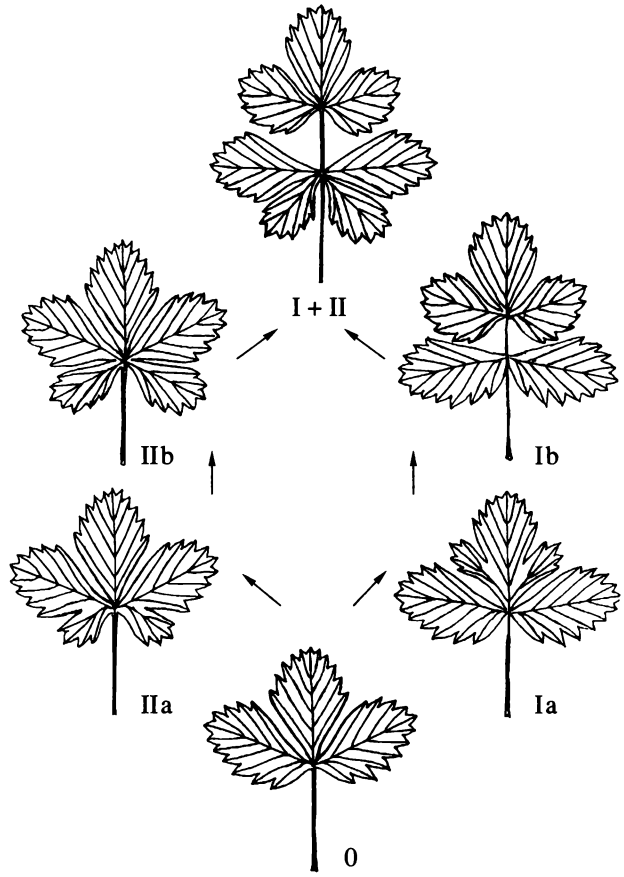


Рис. 2. Морфотипы листа земляники, возникающие при повторном симметричном расчленении типичной тройчатой формы.

I, II – варианты последовательного расчленения; а, б – условно выделяемые промежуточные стадии расчленения.

что также ведет к пятилисточковым формам, но несколько иного вида. На рис. 2 схематично представлены оба направления развития, а также их "пересечение", порождающее гипотетическую семилисточковую форму.

В природных популяциях земляники изредка встречаются четырехлисточковые формы, возникающие в результате расчленения одного из боковых листочков тройчатого листа или асимметричного (только право- или левостороннего) расчленения его верхнего листочка. Еще реже встречаются пятилисточковые формы, а семилисточковой, для появления которой требуется одновременное симметричное расчленение верхнего и боковых листочков тройчатого листа, нами не было обнаружено. Но поскольку она получена экстраполяцией реально наблюдаемых тенденций развития, можно надеяться, что когда-нибудь будет найдена и эта форма. Подчеркнем, что все правильные (идеализированные) морфотипы листа земляники, изображенные на рис. 2, – вариан-

ты строения одного структурного типа, несущего шесть пар боковых осей 1-го порядка. Разнообразие морфотипов создается в данном случае переменной кратностью расчленения на фоне постоянной структурной сложности.

Итак, листья растений представляют собой не только единичные самостоятельные объекты, составляющие полиморфное множество, но и элементы целостной системы, отображающей особенности их индивидуального развития. Поэтому прежде чем исследовать частотные характеристики распределения подобного рода объектов в популяции, необходимо построить пространство реализаций этой системы. Анализ разнообразия листьев земляники в природных популяциях показывает, что изменчивость их формы можно описать в первом приближении с помощью двух формально выделяемых морфогенетических факторов – структурного, задающего сложность осевой структуры, и геометрического, определяющего глубину (однократного) расчленения листовой пластинки. Пространство возможных реализаций в этом случае принимает вид двумерной поверхности, организованной по типу декартовой системы координат. Повторное расчленение превращает двумерное пространство возможных реализаций в трехмерное, добавляя вторую, параллельную, плоскость. Координатам каждой точки на каждой из этих плоскостей соответствует один из потенциально возможных морфотипов. Типичные листья земляники занимают сравнительно небольшую "центральную часть" этого пространства, а ювенильные и отклоняющиеся формы располагаются в ближайших окрестностях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 00-04-48440).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боннер Дж. Молекулярная биология развития. М.: Мир, 1967. 178 с.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. 224 с.

Корона В.В. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Уральского госуниверситета, 1987. 272 с.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1950. Вып. 1. С.465–483.

Уоддингтон К. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М., 1970. С. 11–38.

Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 77–92.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 225–230

УДК 575.16:581.151:581.462

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ЦВЕТКА СЕДМИЧНИКА ЕВРОПЕЙСКОГО (*TRIENTALIS EUROPAEA* L.) В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

© 2001 г. О. Н. Тиходеев, М. Ю. Тиходеева

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Изучена изменчивость цветка в природных популяциях седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.). Показано, что у этого объекта строение цветка определяется двумя параметрами: кратностью исходной закладки элементов и равномерностью развития цветочной меристемы. Частота неравномерно развивающихся цветков из разных местообитаний различна. По-видимому, оба параметра в значительной степени определяются случайными флуктуациями.

Ключевые слова: структура цветка, изменчивость, седмичник европейский, *Trientalis europaea* L.

Принято считать, что внутривидовая изменчивость определяется варьированием ряда факторов, в том числе генотипа, стадии развития организма и окружающей среды (Корочкин, 1999; Лутова и др., 2000). При этом роль каждого из перечисленных факторов может быть строго вычленена только в искусственно контролируемых модельных системах. Между тем анализ изменчивости в природе представляет собой намного более сложную задачу ввиду невозможности строго контролировать генотип и совокупность влияний со стороны окружающей среды. Поэтому конкретные причины, лежащие в основе природной изменчивости, остаются неизученными для большинства видов. Впрочем, в том случае, если исследуемый объект формирует по несколько одноименных структур, например цветков (они обладают одинаковым генотипом, а потому аналогичны однояйцевым близнецам), характер изменчивости данных структур может быть выявлен даже в естественных условиях. Так, если у этих структур наблюдается высокая степень сходства, напрашивается вывод о жестком генетическом контроле их развития. Напротив, значительная гетерогенность подобных структур указывает на ненаследственный характер их изменчивости. Этот подход оказался успешным при изучении целого ряда признаков как у животных, так и у растений (Woolf, 1995; Kerstetter, Poethig, 1998).

Настоящая работа посвящена закономерностям изменчивости цветка в популяциях седмичника европейского (*Trientalis europaea* L.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования. Седмичник европейский представляет собой псевдо-однолетнее травянистое растение, широко распространенное в бореальной зоне Северного полушария (Charlier, 1913; Hiirsalmi, 1969; Грызлова, Вахрамеева, 1990). Большую часть года это растение пребывает в виде покоящегося клубня и переходит к вегетации лишь летом. В июне из материнского клубня развивается короткий надземный побег с окончанием цветения к началу июля. В августе материнское растение продуцирует один или несколько подземных столонов с возникновением серии дочерних клубней (Warming, 1918; Голубев, 1956). Семенное размножение в биологии этого вида, по-видимому, играет второстепенную роль (Hegi, 1908; Грызлова, Вахрамеева, 1990).

На взрослом растении седмичника формируется один или несколько актиноморфных цветков. Каждый из них несет чашелистики, лепестки и тычинки (обычно в равном или близком количестве – от 5 до 9), а также один пестик. Наиболее распространенными являются семичленные цветки (Charlier, 1913; Matthwes, Roger, 1941; Hiirsalmi, 1969). Структура цветков одного и того же клона может быть несколько различной (Charlier, 1913; Hiirsalmi, 1969), что указывает на ненаследственную изменчивость этого признака. Однако к началу нашей работы какие-либо закономерности этого явления оставались неизвестными.

Место исследования. Настоящая работа выполнена на острове Коневец (Ладожское озеро). Сочетая в своей геоморфологической структуре как глинистые, так и песчаные отложения, этот остров характеризуется большим разнообразием растительных сообществ. Здесь произрастают различные типы сосновых и еловых лесов, а также березняки и сероольшаники. Седмичник встречается на острове почти во всех типах леса за исклю-

чением сухих (лишайниково-зеленомошных) сосняков и сильно затененных ельников. Кроме того, растения этого вида успешно проникают из леса на ближайшие открытые участки.

Для проведения настоящей работы мы выбрали пять сообществ, расположенных вдоль плавно понижающегося южного берега (в качестве контроля для двух из них мы дополнительно исследовали по одному сходному сообществу из внутренней области острова):

1. Сосняк чернично-зеленомошный I, произрастающий на юго-западном обрывистом берегу острова, приблизительно в 8 м над уровнем озера. Помимо взрослых и молодых деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), здесь встречается подрост рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.). Травянисто-кустарничковый ярус представлен черникой (*Vaccinium myrtillus* L.), брусникой (*V. vitis-idae* L.) и вереском обыкновенным (*Calluna vulgaris* (L.) Hill). В моховом покрове преобладают плеврозий Шребера (*Pleurosium schreberi* (Brid.) Mitt.) и дикран многоножковый (*Dicranum polysetum* Sw.).

2. Сосняк чернично-зеленомошный II, произрастающий во внутренней части острова на расстоянии 400 м от сосняка I (10 м над уровнем озера). Это сообщество очень похоже на сосняк I, а потому служило ему контролем.

3. Сосняк чернично-зеленомошный с примесью ели, произрастающий на южном берегу острова, приблизительно в 6 м над уровнем озера. Наряду с соснами в древостое встречаются отдельные взрослые особи и многочисленный подрост ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и рябины. В травянисто-кустарничковом ярусе отсутствует вереск, но появляются майник двулистный (*Mianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt), плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum* L.) и костяника (*Rubus saxatilis* L.). В моховом покрове преобладают плеврозий Шребера, полия поникшая (*Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.) и дикран многоножковый.

4. Ельник чернично-зеленомошный с примесью сосны. Это сообщество расположено на юго-восточном берегу острова, приблизительно в 4 м над уровнем озера. В древостое наряду с елью встречаются взрослые особи рябины и сосны, в подросте сосна отсутствует. В травянисто-кустарничковом ярусе господствуют черника и вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), встречается орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum* (L.) Kunh. ex Decken). В моховом покрове преобладают плеврозий Шребера и полия поникшая.

5. Березняк разнотравно-черничный, произрастающий в периодически затопляемой юго-восточной части острова, приблизительно в 1.5 м над уровнем озера. В древостое господствуют береза повисшая (*Betula pendula* Roth), ольха серая (*Alnus incata* (L.) Moench) и осина (*Populus tremula* L.). В травянистом покрове преобладают вейник тростниколистный, черника, костяника, кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), кочедыжник женский (*Athyrium filix-fimina* (L.) Roth) и щитовник распростертый (*Dryopteris expansa* (C. Presl.) Fraser-Jenkins et Jermy).

6. Береговая сплавина на низком восточном берегу острова. Находясь в непосредственной близости от уровня озера, это сообщество часто затопляется. Древостой представлен редкими низкорослыми соснами. Ведущую роль в образовании сплавины играют сфагновые мхи, а также сабельник болотный (*Comarum palustre* L.), дербенник иволистный (*Lythrum salicaria* L.), осока волосистоплодная (*Carex lasiocarpa* Ehrh.) и осока дернистая (*C. cespitosa* L.).

7. Край верхового болота. Это сообщество расположено во внутренней части острова, на границе между ельником чернично-зеленомошным и верховым осоково-сфагновым болотом с преобладанием осоки ежистоколючей (*Carex echinata* Murr.) и осоки малоцветковой (*C. pauciflora* Lightf.). Данное сообщество было выбрано в качестве контроля для береговой сплавины.

В каждом сообществе обследовали однородный участок площадью около 400 м^2.

Анализ цветков. В каждом сообществе исследовали от 100 до 200 неповрежденных цветков седмичника. Расстояние между исследованными растениями было не менее 1 м. Для каждого цветка учитывали количество чашелистиков (K), лепестков (C) и тычинок (A), составляя формулу $K_xC_yA_z$. Количество плодолистиков не анализировали. Любой частично раздвоенный элемент учитывали как один. Цветки с одинаковым количеством элементов (например, $K_6C_6A_6$, $K_7C_7A_7$ и т.п.) называли равномерными (R). Цветки всех остальных типов (например, $K_7C_6A_6$, $K_7C_8A_6$ и т.п.) обозначали как неравномерные (N). Частоту неравномерных цветков (F_N) рассматривали в качестве количественного показателя изменчивости цветков в данном сообществе. Для сравнения этого показателя применяли критерий хи-квадрат (Sokal, Rohlf, 1995).

Еще один подход заключался в анализе растений седмичника, одновременно несущих по два распустившихся неповрежденных цветка. Всю выборку подобных растений подразделяли на три группы: растения с двумя равномерными (RR), двумя неравномерными (NN), одним равномерным и одним неравномерным (RN) цветками. Для того чтобы оценить вклад случайных событий в развитие этих цветков, наблюдаемое соотношение между растениями RR-, RN- и NN-типа сравнивали с ожидаемым на основе биномиального распределения (Sokal, Rohlf, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменчивость цветков седмичника на о-ве Коневец. Среди 2616 цветков седмичника, исследованных нами в 1995-1998 гг. (табл. 1), наиболее многочисленный класс был представлен равномерными цветками $K_7C_7A_7$, которые в дальнейшем будут обозначены как R_7. Кроме того, мы обнаружили еще три класса равномерных цветков: $K_5C_5A_5$ (R_5), $K_6C_6A_6$ (R_6) и $K_8C_8A_8$ (R_8). Все остальные исследованные цветки были неравномерными (N) и распределились по широкому спектру классов.

Большинство цветков N-типа (462 из 491) отличалось от равномерных либо нехваткой одного элемента (–1), либо присутствием одного дополнительного (+1). Судя по этим данным, причиной возникновения цветков N-типа служат локальные аномалии цветочной меристемы. Каждая аномалия обычно затрагивает только один из формирующихся зачатков и либо препятствует его развитию, либо способствует образованию одного лишнего.

Суммарное количество исследованных цветков N-типа (491) было существенно меньше количества цветков R_6 (618). Таким образом, в основе формирования цветков R_6 лежит не серия независимо возникших локальных аномалий, а принципиально иной механизм, меняющий кратность закладки всех элементов с 7 до 6. Мы предположили, что аналогичные изменения кратности служат причиной образования цветков R_5 и R_8.

Основываясь на этом предположении, мы реконструировали происхождение исследованных неравномерных цветков. Так, цветок $K_6C_7A_7$ является аномальным вариантом развития меристемы R_7 в результате дефекта одного из семи зачатков чашелистиков. Аналогично цветок $K_6C_7A_6$ образуется в результате развития одного лишнего зачатка лепестка в исходной меристеме R_6. Поэтому неравномерные цветки типа $K_6C_7A_7$ и $K_6C_7A_6$ будут в дальнейшем обозначены как N_{7-1K}, N_{6+1C} и т.п. Только 29 неравномерных цветков характеризовались более сложным происхождением. В каждом из этих случаев исходная меристема, по-видимому, претерпела по две независимые аномалии (см. табл. 1).

Итак, в выборке из 2616 цветков седмичника количество чашелистиков варьировало от 4 до 9, количество лепестков – от 5 до 9, а количество тычинок – от 4 до 8. Эти цветки распределились на три группы: 1) равномерные цветки R_5, R_6, R_7 и R_8, 2) неравномерные цветки, возникшие в результате одной аномалии и 3) неравномерные цветки, образовавшиеся за счет двух аномалий.

Влияние среды на частоту неравномерных цветков. В июне 1996 г. мы исследовали частоту неравномерных цветков седмичника (F_N) в различных сообществах на о-ве Коневец (табл. 2). Для сходных сообществ, выбранных нами в качестве взаимных контролей, этот параметр оказался очень близким. Различия довольно велики при сравнении ельника с примесью сосны (наименьшее значение F_N) с сосняками – $P < 0.001$.

Анализ двуцветковых растений. В июне 1997 г. мы исследовали 160 двуцветковых растений седмичника в двух разных сообществах на о-ве Коневец: 100 – в сосняке с примесью ели и 60 – в березняке. Небольшое количество исследованных растений было связано с их редкостью, как правило, из-за несовпадающих сроков цветения первого и второго цветка (именно это обстоятельство не позволило нам провести аналогичные исследования в 1998 и 1999 гг.). В каждом сообществе мы обнаружили три типа двуцветковых растений седмичника: 1) растения с двумя равномерными цветками, 2) растения с двумя неравномерными цветками и 3) растения с одним равномерным и одним неравномерным цветком (табл. 3). Следует подчеркнуть, что растения последнего типа оказались весьма многочисленными в обоих исследованных сообществах. Судя по этим данным, для

Таблица 1. Изменчивость цветков седмичника на острове Коневец

Тип исходной меристемы	Равномерные цветки	Неравномерные цветки							
		+1 K	–1 K	+1 C	–1 C	+1 A	–1 A	двойные*	Всего
R5	2	4	0	0	0	2	0	0	8
R6	618	37	16	24	5	35	22	6	763
R7	1478	2	114	13	37	31	96	18	1789
R8	27	0	10	1	3	0	10	5	56
Всего	2125	43	140	38	45	68	128	29	2616

* Неравномерные цветки, возникшие в результате двух независимых аномалий развития. Нами были встречены следующие типы подобных цветков: $K_4C_6A_6$ (N_{6-2K}) – 1, $K_6C_6A_4$ (N_{6-2A}) – 1, $K_5C_6A_7$ ($N_{6-1K+1A}$) – 1, $K_8C_6A_6$ (N_{6+2K}) – 2, $K_6C_6A_8$ (N_{6+2A}) – 1, $K_5C_7A_7$ (N_{7-2K}) – 5, $K_7C_7A_5$ (N_{7-2A}) – 7, $K_6C_8A_7$ ($N_{7-1K+1C}$) – 1, $K_7C_6A_8$ ($N_{7-1C+1A}$) – 1, $K_7C_8A_6$ ($N_{7+1C-1A}$) – 1, $K_8C_6A_7$ ($N_{7+1K-1C}$) – 1, $K_8C_7A_6$ ($N_{7+1K-1A}$) – 1, $K_9C_7A_7$ (N_{7+2K}) – 1, $K_6C_8A_8$ (N_{8-2K}) – 3, $K_8C_6A_8$ (N_{8-2C}) – 1, $K_8C_8A_6$ (N_{8-2A}) – 3.

Таблица 2. Изменчивость цветков седмичника в различных сообществах острова Коневец

Сообщество	Число цветков	Равномерные цветки	Неравномерные цветки		
			+1/–1*	двойные**	всего, %
Ельник с примесью сосны	164	156	8	0	8 (4.9)
Береговая сплавина	170	157	13	0	13 (7.6)
Край верхового болота	116	105	11	0	11 (9.5)
Березняк (10.5)	200	179	19	2	21 (10.5)
Сосняк с примесью ели	161	135	24	2	26 (16.1)
Сосняк I (18.0)	150	123	26	1	27 (18.0)
Сосняк II (19.1)	199	161	36	2	38 (19.1)

* Неравномерные цветки, возникшие в результате одной аномалии развития.
** Неравномерные цветки, возникшие в результате двух независимых аномалий развития.

Таблица 3. Анализ двуцветковых растений седмичника

Сообщество	Соотношение	Соотношения между двуцветковыми растениями*	
		RR : RN** : NN	7–7 : 7–6** : 6–6
Березняк	Наблюдаемое	47 : 12 : 1	7 : 20 : 33
	Ожидаемое	46.82 : 12.31 : 0.87	4.82 : 24.36 : 30.82
		$\chi^2 = 0.028$; $P = 0.87$	$\chi^2 = 1.921$; $P = 0.17$
Сосняк с примесью ели	Наблюдаемое	43 : 52 : 5	15 : 49 : 36
	Ожидаемое	47.61 : 42.78 : 9.61	15.60 : 47.80 : 36.60
		$\chi^2 = 4.645$; $P > 0.05$***	$\chi^2 = 0.063$; $P = 0.80$

* Обозначения двуцветковых растений: RR – с двумя равномерными цветками, RN – с одним равномерным и одним неравномерным цветком, NN – с двумя неравномерными цветками, 7–7 – с двумя 7-членными цветками, 7–6 – с одним 7-членным и одним 6-членным цветком, 6–6 – с двумя 6-членными цветками. При учете признака "кратность исходной закладки элементов" могли быть допущены отдельные ошибки. Так, конкретный цветок $K_6C_7A_7$ мог сформироваться из меристемы с исходно не семерной, а шестерной закладкой элементов ($N_{6+1C+1A}$). Однако, учитывая низкую частоту двойных аномалий развития, подобные ситуации должны быть достаточно редкими и не оказывать значительного влияния на выявленные соотношения.

** Если у одних растений этого класса неравномерный (или 6-членный) цветок располагался в пазухе более нижнего листа по отношению к равномерному (или 7-членному), то у других – наоборот.

*** При учете поправки Шидака для двух независимых сравнений (Rohlf, Sokal, 1995).

седмичника характерна высокая степень ненаследственной изменчивости признака "равномерность развития цветка". Более того, для каждого из сообществ обнаруженные соотношения между различными типами двуцветковых растений не имели достоверных отличий от теоретически ожидаемых в случае независимого характера развития цветков. Таким образом, равномерность или неравномерность развития конкретного цветка определяются у седмичника не генотипом растения, а некими случайными событиями.

Использованный нами способ учета позволил реконструировать происхождение исследованных цветков. В соответствии с этим мы описали каждый цветок не только по признаку "равномерность развития", но и по кратности исходной закладки элементов. При учете последнего признака вся выборка исследованных двуцветковых растений подразделилась на три группы: 1) растения с двумя исходно 7-членными цветками, 2) растения с двумя исходно 6-членными цветками и 3) растения с одним 7-членным и одним 6-членным цветком. Оказалось, что и для этого признака характерна ненаследственная изменчивость, причиной которой также являются случайные события (см. табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показано на мутантах *Arabidopsis thaliana*, количество элементов цветка обычно определяется размерами цветочной меристемы (Clark et al., 1993; Running et al., 1998). Мы полагаем, что и в основе изменчивости цветков седмичника лежит варьирование размера цветочных меристем.

Судя по нашим данным (табл. 1), наиболее типичными для этого объекта являются цветки R_7.

Между тем все остальное разнообразие цветков, по-видимому, связано с двумя типами случайных событий. С одной стороны, конкретная цветочная меристема может оказаться крупнее или мельче типичной с сохранением нормального соотношения между всеми ее "кругами". В результате такого события кратность закладки элементов цветка изменится до 8.6 или 5. С другой стороны, исходно равномерная меристема может претерпеть локальную аномалию, влияющую на размер лишь одного из ее "кругов". В этом случае сформировавшийся цветок окажется неравномерным.

Каковы же возможные механизмы таких случайных событий? Вполне вероятно, что в их основе лежит недостаточно скоординированная экспрессия генов, контролирующих структуру цветочных меристем. Возможность подобных ситуаций продемонстрирована на примере мутантов fasciata, clavata и wiggum у *Arabidopsis thaliana* (Leyser, Furner, 1992; Clark et al., 1993; Running et al., 1998). Вместе с тем причиной рассматриваемых событий может являться высокая пластичность цветочных меристем под действием внешних локально флуктуирующих факторов. Такие воздействия внешней среды должны быть особенно значимы во время критических стадий морфогенеза цветка, когда возможен выбор между несколькими альтернативными программами развития. При этом разные цветки одного и того же растения обычно закладываются неодномоментно и, подвергаясь неодинаковым внешним воздействиям, могут приобрести структурные различия (табл. 3).

По нашему мнению, именно внешние факторы определяют различную частоту неравномерных цветков (F_N) в разных растительных сообществах. Отметим, что низкие значения F_N характерны для влажных сообществ, в то время как высокие – для сухих (см. табл. 2). Таким образом, влажность почвы, видимо, относится к числу ключевых экологических факторов, определяющих величину F_N у седмичника. Однако следует учесть, что самое низкое значение F_N было отмечено нами не в наиболее влажных сообществах (края верхового болота и береговой сплавины), а в ельнике с примесью сосны. Судя по этим данным, в определении F_N у седмичника важна не только влажность почвы, но и другие экологические факторы, например освещенность. Подобный вывод хорошо согласуется с тем, что целый ряд генов, контролирующих развитие цветка у *Arabidopsis thaliana*, регулируются внешними факторами, в частности температурой и светом (Amasino, 1996).

В настоящей работе мы не выявили четких свидетельств того, что структура цветка у седмичника контролируется генотипом растения. Этот факт можно интерпретировать двояко. С одной стороны, исследованные растения седмичника могут являться вегетативными потомками одной и той же особи, исходно проникшей на о-в Коневец, а потому характеризоваться одинаковым генотипом. С другой стороны, определенные генетические различия между особями седмичника могут быть нивелированы высокой плоидностью этого вида ($2n$ = 160: Löve, Löve, 1961; Крогулевич, 1978). В любой из перечисленных ситуаций изменчивость цветков седмичника должна определяться не столько генотипом, сколько иными (в том числе случайными) факторами.

На примере развития цветков седмичника мы показали, что одним из механизмов внутривидовой изменчивости в природе является случайный выбор альтернативных программ развития. При этом окружающая среда не задает определенный характер развития, а лишь влияет на вероятность выбора конкретных программ. Полученные данные позволяют по-новому взглянуть на роль окружающей среды в определении фенотипа. По нашему мнению, в этом плане особенно важную роль играют не усредненные влияния со стороны окружающей среды, а их локальные флуктуации во время критических стадий развития организма.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований (№ 00-04-49411) и ISAR-Moscow № SP68-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В.Н. К онтогенезу седмичника (*Trientalis europaea*) и о некоторых закономерностях развития корневищ травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61. Вып. 1. С. 73–75.

Грызлова О.В., Вахрамеева М.Г. Седмичник европейский // Биологическая флора Московской области. Вып. 8. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 198–209.

Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М.: Наука, 1999. 253 с.

Крогулевич Р.Е. Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна // Флора Прибайкалья. Вып. V. Новосибирск: Наука, 1978. С. 19–48.

Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович И.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О. Генетика развития растений. СПб.: Наука, 2000. 539 с.

Amasino R.M. Control of flowering time in plants // Curr. Opin. Genet. Dev. 1996. V. 6. P. 480–487.

Charlier C.V. A statistical description of *Trientalis europaea* // Arkiv Bot. 1913. V. 12.

Clark S.E., Running M.P., Meyerowitz E.M. CLAVATA1, a regulator of meristem and flower development in Arabidopsis // Development. 1993. V. 119. P. 397–418.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Munchen, 1908. Bd 2, 3, 5, 6.

Hiirsalmi H. Trientalis europaea L. A study of the reproduction biology, ecology and variation in Finland // Annals Bot. Fennici. 1969. V. 6. P. 119–173.

Kerstetter R.A., Poethig R.S. The specification of leaf identity during shoot development // Annu. Rev. Cell. Dev. Biol. 1998. V. 14. P. 373–398.

Leyser H.M.O., Furner I.J. Characterization of three shoot apical meristem mutants of Arabidopsis thaliana // Development. 1992. V. 116. P. 397–403.

Löve A., Löve D. Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species // Opera Botanica. V. 5. Stockholm, 1961.

Matthews J.R., Roger J.G. Variation in *Trientalis europaea* Linn. // J. Bot. 1941. V. 79. P. 80–83.

Poland // Veroff. Geobot. Ins. ETH. 1963. V. 34. P. 29–37.

Rohlf F.J., Sokal R.R. Statistical tables. New York: Freeman, 1995. P. 27.

Running M.P., Fletcher J.C., Meyerowitz E.M. The WIGGUM gene is required for proper regulation of floral meristem size in Arabidopsis // Development. 1998. V. 125. P. 2545–2553.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. New York: Freeman, 1995. 887 p.

Warming E. Om Jordulobere // Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskskabs Skrifter. 1918. V. 8. P. 296–378.

Woolf C.M. Influence of stochastic events on the phenotypic variation of common white leg markings in the Arabian horse: implications for various genetic disorders in humans // J. Hered. 1995. V. 86. P. 129–135.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 231–236

УДК 575:599.323

ВЫЖИВАНИЕ В УСЛОВИЯХ СРЕДОВОГО СТРЕССА – ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ МОЗГА И ПОВЕДЕНИЯ У ДОМОВОЙ МЫШИ

© 2001 г. **И. И. Полетаева*, М. Г. Плескачева*, Н. В. Маркина*, О. В. Перепелкина*, Х. Шефран**, Д. П. Вольфер*, Х. П. Липп***

**Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова 119899 Москва, Воробьевы горы*

***Институт анатомии, Университет Цюрих-Ирхель CH-8057, Zurich, Winthertererstrasse, 190, Швейцария*

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

Две популяции лабораторных мышей жили в течение двух лет в открытых вольерах. После этого часть животных размножали в лаборатории. Морфометрическими методами показано, что размер зоны синаптической проекции мшистых волокон (в поле CA3 гиппокампа), играющей важную функциональную роль, и некоторые признаки поведения потомков вольерных мышей обнаружили достоверные генетически детерминированные отличия от исходной популяции, что обусловлено действием на популяции этих мышей жестких средовых факторов и связанным с этим дифференциальным размножением. В условиях средового стресса в популяции произошел отбор – более приспособленными оказались особи с поведенческими и нейроморфологическими характеристиками, отличными от таковых контрольной группы.

Ключевые слова: генетика поведения, генетическая изменчивость, приспособленность, естественный отбор, исследовательское поведение, тревожность, агрессивность, гиппокамп, мшистые волокна, морфометрия.

Между инбредными линиями мышей, которые обычно используются в генетических исследованиях, обнаружены различия не только в поведении (обучению, памяти, локомоции, эмоциональности, стресс-реактивности и др.), но и в нейроанатомических признаках (Lipp et al., 1987, 1989). Обнаружено, что чем меньше размер гиппокампа у мышей рандомбредной популяции, тем лучше выражена реакция пассивного избегания удара тока (Wimer et al., 1971), что и согласуется с результатами по прямому разрушению гиппокампа (напр., Means et al., 1971), но получено "инвазивным" методом.

Как известно, гиппокамп – так называемая старая кора переднего мозга млекопитающих (см. схему на рис. 1) – играет ключевую роль в обеспечении пространственного когнитивного поведения и памяти (Olton, 1983; Crusio et al., 1987), а также ряда форм поведения, не требующих привлечения пространственных представлений (Sluyter et al., 1994). Анализ синаптических связей гиппокампа с другими отделами мозга – с новой корой, базальными ядрами и промежуточным мозгом (таламическими ядрами), а также анализ межлинейной изменчивости его отделов у мышей позволил Х.-П. Липпу (Schwegler, Lipp, 1983) сформулировать предположение о том, что одна из синаптических областей гиппокампа – зона проекции мшистых волокон (аксонов клеток-зерен зубчатой фасции) на базальные дендриты пирамидных нейронов поля CA3 (рис. 1), которая называется интра- и инфрапирамидной зоной (iip-MF), занимает в переднем мозге грызунов своего рода "командное положение". В связи с этим изменчивость ее размера может заметно сказываться на поведении. Эксперименты, подтверждающие это предположение, были проведены на крысах, селектированных на высокую и низкую способность к обучению активного избегания, на мышах нескольких инбредных линий, гибридах мышей F2 от скрещивания линий DBA/2J и C3H, контрастных по размеру iip-MF, и ряде других моделей. Обнаружена достоверная отрицательная корреляция размеров зоны iip-MF с успехом обучения избеганию (Lipp et al., 1989). В дальнейшем было показано, что размер iip-MF положительно коррелирует с успешностью обучения пространственным навыкам – в радиальном и водном лабиринтах (Schopke et al., 1991; Crusio et al., 1987), а также с уровнем исследовательской активности (Crusio, Schwegler, 1987; Hausheer-Zarmakupi et al., 1996).

В какой степени такая зависимость имеет общебиологическую значимость, сохранится ли она в популяции мышей, живущей в условиях боль-

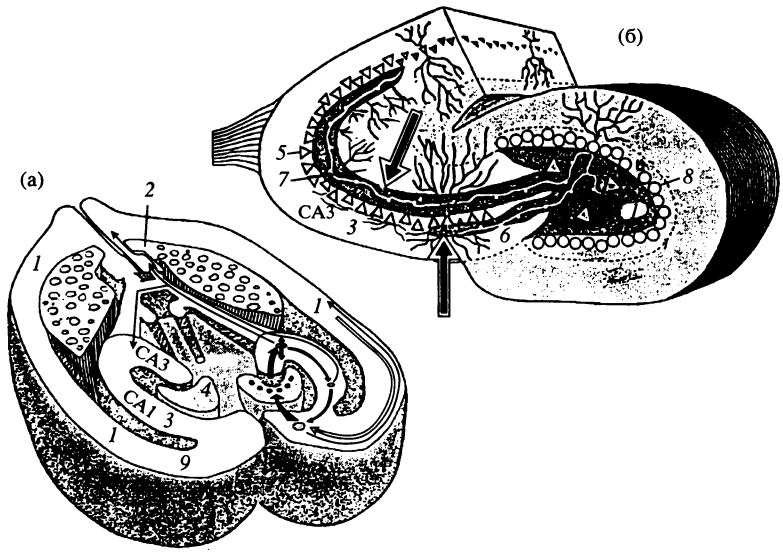


Рис. 1. Схема строения гиппокампа:
а – передний мозг мыши, горизонтальный разрез, б – схема строения гиппокампа и зубчатой фасции; *1* – новая кора; *2* – полосатое тело; *3* – гиппокамп (с полем CA3); *4* – зубчатая фасция; *5* – слой пирамидных клеток; *6* – слой их базальных дендритов, стрелкой показана зона iip-MF (см. текст); *7* – слой апикальных дендритов, стрелкой показана зона sp-MF; *8* – гранулярные клетки зубчатой фасции; *9* – энторинальная кора.

шого открытого вольера, неизвестно. Высказано предположение (Lipp, Wolfer, 1995) о том, что если размер iip-MF действительно связан с приспособленностью (особи или популяции), то в условиях жизни, приближенных к естественным, в популяции выживших особей можно будет обнаружить изменение этого морфологического показателя по сравнению с исходной группой. Изменится ли, а если изменится – то как, размер iip-MF у животных, которые окажутся в состоянии выжить и размножиться в условиях жизни, резко отличающихся от лабораторных?

Ответу на эти вопросы и посвящены совместные исследования лаборатории физиологии и генетики поведения биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова и Института анатомии (Университет Цюрих-Ирхель, Швейцария), которые проводились на биологической станции "Чистый лес" (директор д.б.н. В.С.Пажетнов, Центрально-Лесной гос.биосферный заповедник, Тверская обл.).

МЕТОДИКА

Экспериментальные животные. В 1994 г. на биостанции "Чистый лес" две группы (по 36 особей в каждой) реципрокных гибридов мышей линий DBA/2, C57Bl/6J, NZB, C3H были выпущены в два больших открытых вольера размером 19 × 19 м. Вольеры сконструированы так, что мыши, живущие в них, защищены от наземных хищников (кошки, ласки и др.), но не от хищных птиц, которые в изобилии водятся в этой местности. Мыши испытывали влияние суточных и годовых перепадов температуры и влажности, характерных для этого региона. Животные имели свободный доступ к воде и пище, а в центре каждой из вольер были построены "домики", набитые соломой, служившие им укрытиями. Контрольную группу гибридов разводили в лаборатории в Москве путем случайных скрещиваний.

По крайней мере один раз за летний сезон производили отлов всех мышей в каждой из вольер; для нейроанатомического исследования изымали по 18–20 животных, причем доли самок и самцов определенного возраста и цвета шерсти в этих группах соответствовали таковым всей группы. Численность животных, обнаруживаемых в вольерах при ежегодном облавливании, составляла примерно 75–90 животных в каждом вольере.

В августе 1997 г. из каждой вольерной популяции были взяты по пять пар мышей, привезены в лабораторию, где от них получили потомство. Группы потомков мышей из вольер 1 и 2 (F4–7) здесь и далее именуются BUB1 и BUB2 (по названию дер. Бубоницы – местности, где расположены вольеры). В работе исследовали мышей-потомков вольерных животных в 4–7-м поколении. Мышей контрольной популяции (F14–17), разводившейся в лаборатории с начала эксперимента, мы называем далее "московский контроль" – MK. Работа проведена на мышах-самцах; в группе BUB1 их было 15, BUB2 – 15, MK – 18.

Тестирование поведения. *Тест "открытого поля".* Двигательную активность и эмоциональную реактивность оценивали в двух установках

"открытое поле" разного размера. Одна из них была круглой площадкой (диаметр 1 м), огороженной пластиковой стенкой высотой 35 см. Пол установки был расчерчен на квадраты (10 × 10 см). Опыт проводился при обычном электрическом освещении, яркий свет не применяли. Уровень шума – 30–40 db. За 2 мин теста оценивали число пересеченных квадратов (за каждую минуту отдельно), вертикальных стоек, актов дефекации и уринации и число эпизодов груминга. Вторая установка "открытого поля", в которой также тестировали мышей, была цилиндрической камерой (диаметром 36 см с 20 отверстиями в полу). В этой камере в дополнение к перечисленным показателям за 2 мин теста оценивали число заглядываний в отверстия (так называемые "норковые реакции").

Агрессивность самцов оценивали в 20-минутных столкновениях со "стандартным оппонентом" – мышами линии CBARb, в парах, специально подобранных по весу. Перед тестом самцов содержали в изоляции в течение 5 сут. Тестирование проводили один раз в день в течение пяти дней. Мышей попарно ссаживали в пластиковую клетку размером 20 × 40 × 20 см со свежей подстилкой. Регистрировали количество эпизодов принудительной чистки шерсти (груминга) соперника, являющейся проявлением слабой агрессивной реакции, латентный период первой атаки и общее количество атак, произведенных данным животным.

Способность к экстраполяции направления движения раздражителя оценивали в соответствии с методикой, описанной ранее (Крушинский и др., 1986). Мышь, лишенная еды и питья в течение 20 ч и помещенная в специальную камеру, начинает кормиться (пить молоко) из кормушки, помещенной снаружи камеры через отверстие в широкой стенке ("ширме"). Через несколько секунд после этого кормушку перемещали вправо или влево, выводя из поля зрения животного. Правильным решением теста является перемещение мыши в направлении, соответствующем направлению движению источника пищи. По краям этой "ширмы" были два отверстия, через которые можно получить пищу. Неправильным решением было перемещение и подход к противоположному отверстию. Если мышь не подходила ни к одному из отверстий в течение 120 с, это квалифицировалось как "нулевое решение", а если не подходила к центральной поилке (так что тест предъявить было нельзя), – это считалось "отказом от решения". За двое суток до опыта с животными проводили сеанс приучения к камере. Для этого животных, содержавшихся в одной клетке и предварительно лишенных пищи, помещали в камеру и давали возможность получать корм из центрального отверстия. Пробные движения кормушки (на 0.5 см вправо и влево) должны были приучить животных не бояться момента начала движения. В день эксперимента такой сеанс приучения повторяли в течение 12–15 мин. В эксперименте животное тестировали индивидуально. Тест на экстраполяцию предъявляли 18 раз в трех сериях по 6 предъявлений.

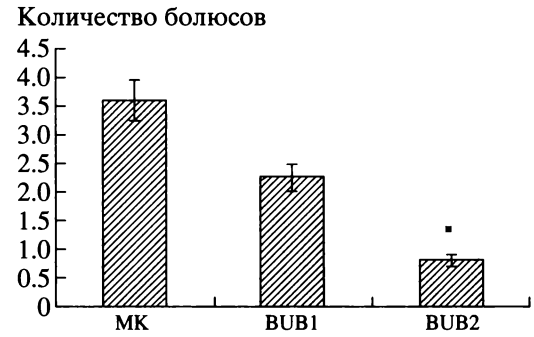


Рис. 2. Уровень дефекации у мышей в тесте "открытого поля"; * – достоверно отличается от BUB1 и BUB2 при $p < 0.05$.

Морфологическое исследование мозга. Для изготовления препаратов животным под глубоким нембуталовым наркозом проводили фиксацию мозга путем транскардиальной перфузии 1.17%–ным раствором Na_2S и 3%-ным раствором глютарового альдегида. Горизонтальные срезы замороженного мозга (40 мкм) готовили на криостате фирмы American Optical с последующим окрашиванием по методу Тимма (Schwegler, Lipp, 1983), выявляющего цинксодержащие синаптические окончания мшистых волокон. Размер этих зон определяли на автоматизированной установке (Megaplus CCD + Zeiss Axioplan) с помощью стандартной программы Adobe™ Photoshop и программы NIH Image 1.61.

При статистической обработке данных использовали критерий Вилкоксона, программа Statistica ("открытое поле", агрессивность), метод альтернативных долей Фишера (тест на экстраполяцию) и ANOVA (размеров проекций мшистых волокон). Как значимые рассматривали различия при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Тест "открытого поля". Уровень двигательной активности был примерно сходным у мышей всех трех групп. Уровень дефекации в тесте "открытое поле" нередко служит показателем испуга и реактивности вегетативной нервной системы грызунов (Archer, 1975) на помещение в новую обстановку. В обоих тестах "открытого поля" уровень дефекации был достоверно выше у BUB1 и BUB2 по сравнению с MK (рис. 2). Иными словами, потомки вольерных мышей обнаружили более высокую реактивность.

Уровень исследовательской активности мышей в этих тестах (видоспецифические "стойки" и

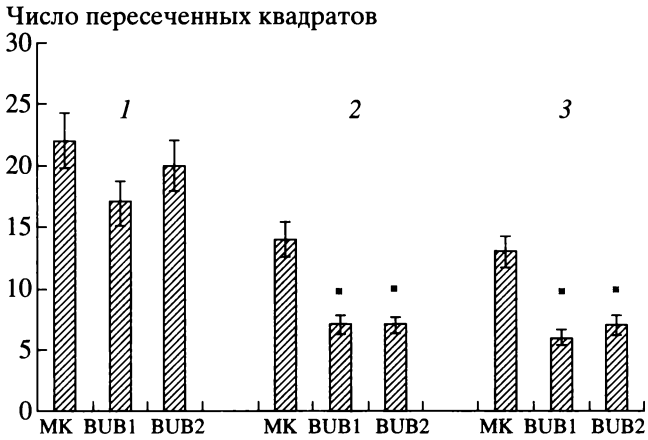


Рис. 3. Уровень исследовательской активности мышей в трех последовательных тестах "открытого поля" (*1, 2, 3*). * – достоверно отличается от BUB1 и от BUB2 при $p < 0.05$.

заглядывания в "норки") у потомков вольерных мышей в первом тесте не отличался от такового группы MK (рис. 3). Однако во 2-м и 3-м тестах у BUB1 и BUB2 этот индекс стал достоверно ниже, чем в контроле. Таким образом, мыши BUB1 и BUB2 быстрее адаптировались к новой обстановке, чем мыши MK, что может отражать большую "эффективность" их поведения в сборе информации о среде (Crusio, Schwegler, 1987). Таким образом, у обеих групп BUB реакция на новую обстановку была иной, чем у MK. Различия в реакции на новизну в связи с межлинейными различиями в размерах iip-MF у крыс были описаны ранее (Lipp et al., 1987).

Агрессивность. Среднее число поведенческих актов, относящихся к репертуару агрессивного поведения – эпизодов принудительной чистки, и нападений было невелико у всех трех групп (примерно по 1–4 за 5 мин теста), а средний латентный период их проявления был около 400 с. Мыши MK были несколько более агрессивными (различия недостоверны), т.е. у потомков вольерных мышей агрессивность не была повышенной, хотя на других линиях было показано, что латентный период первого нападения зависел от размера iip-MF (Sluyter et al., 1994).

Тест на экстраполяцию. Лабораторные мыши в целом не способны к решению этой задачи – такая способность была обнаружена у мышей, имеющих в кариотипе робертсоновскую транслокацию Rb(8.17)1Iem, и у диких мышей (Крушинский и др., 1986). У мышей всех трех групп доля правильных решений при первом предъявлении задачи не отличалась от 50%, т.е. уровня, характерного для случайного выбора направления. Однако при многократном тестировании, суммарно за 18 предъявлений, у обеих групп BUB она была достоверно ($p < 0.01$) выше случайного уровня (60.3 и 68.8% соответственно), тогда как для MK – не отличалась от 50% уровня (54.2%).

При помещении в экспериментальную камеру мышь после короткого периода обследования (вспомним, что перед опытом все животные проходят короткий период приучения – см. методику) начинает пить молоко из кормушки, и ей можно предъявить тест. Однако если животные достаточно пугливы, то они подходят к кормушке очень осторожно, а иногда "отказываются" это делать, и начинают кормиться в камере только на второй или третий дни опытов.

Такие "отказы" обнаруживали 10 мышей BUB1 и 10 мышей BUB2 (т.е. 58.8 и 66.7% животных соответственно), тогда как среди группы MK их было всего 4 (23.5%); различия достоверны при $p < 0.01$. "Нулевых" решений задачи, т.е. случаев, когда животному тест был предъявлен, однако в течение 2 мин решения его не последовало, у потомков вольерных мышей также было достоверно ($p < 0.01$) больше (13.4 и 17.9 против 7.5%).

Описанные факты практически нельзя объяснить различиями в уровне пищевой мотивации, поскольку "отказы" или "нулевые" решения нередко предшествовали правильным решениям задачи. Кроме того, напомним, что доля адекватных решений, т.е. перемещений в сторону исчезнувшего корма, у потомков вольерных мышей превышала случайную. Более правдоподобным объяснением таких особенностей поведения мышей BUB1 и BUB2 является предположение об их повышенной реактивности при попадании в новую обстановку. Ситуация конфликта мотиваций (пищевой и страха) делала этих мышей пассивными, что и проявлялось в указанных выше показателях "нулей" и "отказов". Выраженная боязнь обстановки опыта обнаруживалась у потомков вольерных мышей в попытках вылезти из камеры, замирании, прыжках. Это предположение о повышенной реактивности потомков вольерных мышей по сравнению с животными, размножавшимися только в условиях клеточного содержания, совпадает с выводами, которые можно сделать на основании данных по тесту "открытого поля".

Морфологические исследования. Оценка размеров iip-MF, точнее, величины отношения размеров этой синаптической зоны к зоне супрапирамидных проекций мшистых волокон (sp-MF), проводилась на протяжении всего эксперимента. Уже через два года относительный размер iip-MF мышей обеих вольерных популяций достоверно уменьшился (рис. 4), сначала только у BUB2, а далее и у BUB2 популяции, но на следующий год они были обнаружены и у второй. К 4-му году эксперимента этот морфологический индекс несколько увеличился, но продолжал достоверно отличаться от такового MK (рис. 4).

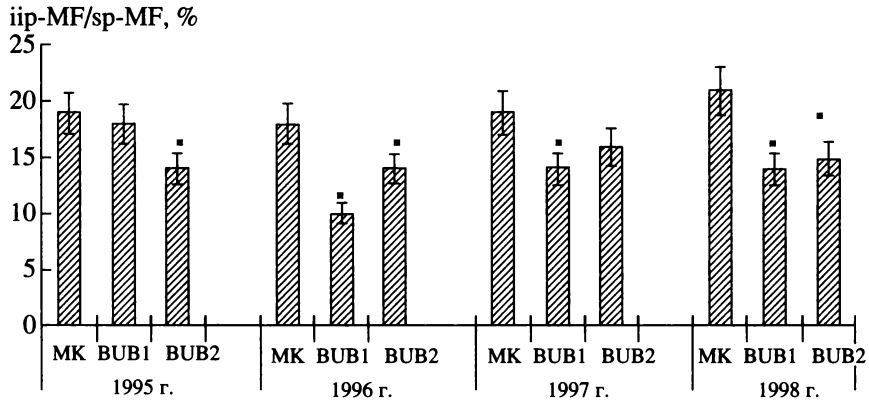


Рис. 4. Количественная характеристика размеров зоны iip-MF в поле CA3 гиппокампа у мышей группы московского контроля (МК) и у животных, непосредственно отловленных в двух открытых вольерах (BUB1 и BUB2) в последовательные сезоны длительного эксперимента. Достоверные различия отмечены на гистограмме.

На рис. 5 показано, что отношение размеров iip-MF/sp-MF у мышей, которые разводились в течение пяти поколений в клетках, но вели свое происхождение от вольерных, сохранилось таким же, каким оно было в вольерных популяциях в год отлова исходных родительских пар. Следовательно, изменение величины отношения iip-MF к sp-MF, возникшее у мышей уже через два года жизни в вольерах, сохранилось у их потомков при последующем разведении в клетках.

Таким образом, впервые показано появление достаточно тонких, но достоверных изменений в строении мозга – в размере зоны проекции мшистых волокон гиппокампа – и в поведении у мышей-потомков животных, живших в вольерах. Поскольку эти отличия характерны не только для отловленных в природе животных, но и для их размножавшихся в клетках потомков, то они являются генетически детерминированными. Несмотря на небольшую абсолютную величину различий в поведении – они, как и различия в морфологии гиппокампа, были одинаковыми по знаку в обеих группах BUB, – их нельзя объяснить результатом случайных изменений в генотипическом составе популяций (т.е. дрейфом генов), а следует отнести за счет изменений, возникших как результат существования экспериментальных популяций в стрессирующих условиях открытых вольер.

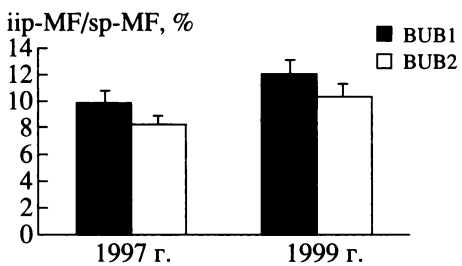


Рис. 5. Количественная характеристика размеров зоны iip-MF в поле CA3 гиппокампа у мышей-потомков животных, выловленных в двух вольерах, в год отлова (1997) и через два года (1999).

Работа выполнена при частичной поддержке грантами № 31-37 497.93, № 31-46691.96 и IP7 № 051224 Швейцарского Национального Научного Фонда, а также грантами РФФИ (№ 98-04-48440) и Минобразования РФ (№ 97-10-266).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Крушинский Л.В., Дыбан А.П., Полетаева И.И., Романова Л.Г., Баранов В.С, Удалова Л.Д. Влияние робертсоновских транслокаций на поведение мышей // Генетика. 1986. Т. 33. № 3. С. 434–441.

Archer J. Tests for emotionality in rats and mice: a review // Animal Behav. 1975. V. 21. P. 205–235.

Crusio W.E., Schwegler H. & Lipp, H.-P. Radial-maze performance and structural variation of the hippocampus in mice: a correlation with mossy fibre distribution // Brain Res., 1987. V. 425. P. 182–185.

Crusio W.E., Schwegler H. Hippocampal mossy fiber distribution covaries with open-field habituation in the mouse // Behav. Brain Res. 1987. V. 26. P. 153–158.

Hausheer-Zarmakupi Z., Wolfer D.P., Leisinger-Trigona M.-C., Lipp H.-P. Selective breeding for extremes in open-field activity of mice entails a differentiation of hippocampal mossy fibers // Behav. Genet. 1996. V. 26. P. 167–176.

Lipp H.-P., Wolfer D.P. New paths towards old dreams: microphrenology. On the study of intact brains in intact worlds // E.Alleva et al. (eds). Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings. Kluver Acad. Publ., Dodrecht, NATO ASI Series, Series D. 1995. V. 82. P. 3–36.

Lipp H.-P., Schwegler H., Heimrich B., Cerbone A., Sadile A.G. Strain-specific correlations between hippocampal structural traits and habituation in a spatial novelty situation. Behav // Brain Res. 1987. V. 24. P. 111–123.

Lipp H.-P., Schwegler H., Crusio W.E., Wolfer D.P., Heimrich B., Driscoll P., Leisinger-Trigona, M.-C. Using geneti-

cally-defined rodent strains for the identification of hippocampal traits relevant for two-way avoidance learning: a non-invasive approach // Experientia. 1989. V. 45. P. 845–859.

Means L.W., Leander J.D., Isaacson R.L. The effects of hippocamectomy on alternation behavior and response to novelty // Physiol.Behav. 1971. V. 6. № 1. P. 17–22.

Olton D.S. Memory functions and the hippocampus // Ed. Seifert W. Neurobiology of the hippocampus. London; N.Y.: Acad. Press, 1983. 627 p.

Schöpke R., Wolfer D.P., Lipp. H.-P., Leisinger-Trigona M.-C. Swimming navigation and structural variations of the infrapyramidal mossy fibers in the hippocampus of the mouse // Hippocampus. 1991. V. 1. P. 315–328.

Schwegler H., Lipp H.-P. Hereditary covariations of neuronal circuitry and behavior: correlations between the proportions of hippocampal synaptic fields in the regio inferior and two-way avoidance in mice and rats // Behav. Brain Res. 1983. V. 7. P. 1–39.

Sluyter. F., *Jamot L., Van Oortmerssen. G.A., Crusio. W.E.* Hippocampal mossy fiber distributions in mice selected for aggression // Brain Res. 1994. V. 646. № 1. P. 145–148.

Wimer C.C., Wimer R.E., Roderick T.H. Some behavioral differences associated with relative size of hippocampus in the mouse // J. Comp. Physiol. Psychol. 1971. V. 71. № 1. P. 57–65.

ЭКОЛОГИЯ, 2001, № 3, с. 237–240

УДК 312-053.9(571)

СТАРЕНИЕ И ДОЛГОЖИТЕЛЬСТВО КАК ИНДИКАТОРЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ЗДОРОВЬЯ СРЕДЫ

© 2001 г. **А. Л. Азин, И. П. Зелди, А. В. Смирнов, Р. З. Шагибалов**

Марийский государственный университет
424000 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1
Министерство экологии и природопользования Республики Марий Эл, г. Йошкар-Ола

Поступила в редакцию 16.06.2000 г.

На основании анализа демографической ситуации на территории Республики Марий Эл за 10 лет выявлен феномен "старения" населения с увеличением численности долгожителей. Феномен рассматривается как экологический индикатор оздоровления окружающей среды, однако ставит ряд новых проблем в популяционной геронтологии.

Ключевые слова: демографическая ситуация, старение, окружающая среда.

Как известно, доля долгожителей в популяции служит критерием оценки здоровья населения и среды. По данным Д.Ф. Чеботарева (1984), традиционной территориальной "моделью естественного старения" по численности контингента долгожителей является Кавказ – один из известных регионов интенсивного долголетия в мире. По последним сведениям (Гогоберидзе, 2000), в структуре населения Грузии долгожители составляют 0.3% всего населения. Индекс долголетия в 1996 г. составил 22.1%, что более чем в 2 раза превышает средний по России (ср. Никитин, Татаринова, 1998). Это обусловлено в основном климато-географическими и другими экологическими факторами, способствующими сохранению устойчивых популяционных ареалов людей даже экстремальной возрастной группы (старше 100 лет).

Цель нашей работы – изучить особенности феномена старения населения на территории Республики Марий Эл в экологическом аспекте и выявить некоторые прогностические тенденции. Данная территория, согласно официальным докладам, относится к числу сравнительно благополучных потому, что уже в течение десятилетия здесь сокращается интенсивность сбросов и выбросов в окружающую среду в связи с реструктуризацией промышленного комплекса, а также активизацией природоохранных мероприятий и деятельности систем контроля за охраной окружающей среды (см. "О состоянии окружающей среды...", 1997; "Об экологической обстановке...", 1998). В то же время республика имеет типичные для средней полосы России климато-географические характеристики, особенно для Поволжского региона, где старение населения наиболее выражено (Здравомыслова и др., 1999; Лазебник, 1999). Следует отметить, что до недавнего времени в Госкомстате РФ сведений о демографической ситуации на данной территории не содержалось (см. "Об основных тенденциях...", 1997).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Нами проведен анализ выборочных статистических данных Госкомстата Республики Марий Эл с помощью общепринятых методик исследования динамики старения (Сафарова, 1997). На основе первичных показателей о численности населения определялись вторичные в виде индексов. Для анализа старения выделены следующие основные категории населения: дети, или лица моложе трудоспособного возраста (0–15 лет); население в трудоспособном возрасте (16–59 лет); население старше трудоспособного возраста (60 лет и старше); долгожители (90 лет и старше). Сопоставление показателей первых трех категорий населения проводилось в динамике за 10 лет (1987–1996 гг.), а численность группы долгожителей – за 5 лет (1995–1999 гг.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В течение всего периода наблюдения в республике произошло увеличение общей численности населения. Динамика общей численности населения без учета удельного веса городского и сельского населения приведена в таблице. Видно, что численность постоянного населения за 10-летний период возросла на 20.6 тыс. чел. Однако следует заметить, что в 1994 г. прирост населения прекратился, а в последующие три года наметилась тенденция к уменьшению общей численности (отрицательный прирост населения). Нами выявлены следующие факторы, приведшие к снижению численности населения: 1) нарастание смертнос-

Изменение общей численности населения за период 1987–1996 гг., тыс. чел.

Пол	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
Мужчины	345.1	348.5	351.6	354.1	356.4	358.1	358.5	359.8	359.9	359.4
Женщины	399	400.8	402.2	403.8	405.4	406	406.1	406.3	406.3	405.3
Всего	744.1	749.3	753.8	757.9	761.8	764.1	764.6	766.1	766.2	764.7

ти в популяции (рис. 1); 2) значительное уменьшение рождаемости в популяции (рис. 2); 3) снижение суммарного коэффициента рождаемости (среднего числа детей, рожденных женщиной за всю жизнь) (рис. 3).

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что на современном этапе де-

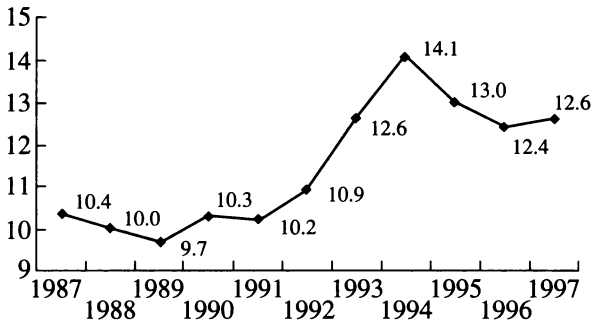


Рис. 1. Динамика смертности (на 1000 чел.) за период 1987–1996 гг.

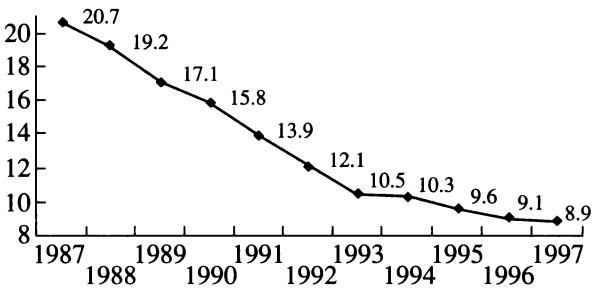


Рис. 2. Динамика рождаемости (на 1000 чел.) за период 1987–1996 гг.

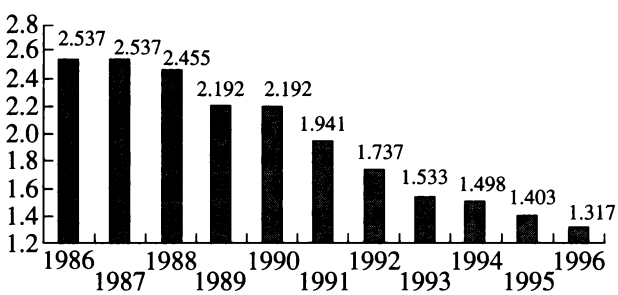


Рис. 3. Динамика коэффициента рождаемости за период 1987–1996 гг.

мографическая ситуация в республике характеризуется "старением снизу", т.е. уменьшением числа детей вследствие снижения рождаемости. Причем динамика снижения численности детей превышает динамику повышения смертности, что косвенно обусловливает "старение сверху" – относительное увеличение численности населения старших возрастных групп. Следовательно, популяция находится на этапе так называемого демографического перехода – феномена постарения населения, характерного для большинства стран Европы и описанного ранее (Россет, 1968; Кирилова, 1998). Далее мы установили, что на неблагополучном фоне естественного воспроизводства населения в течение последнего десятилетия произошло увеличение абсолютного числа людей старше трудоспособного возраста (рис. 4).

Сопоставление этих результатов с показателем прироста населения за анализируемый период (20.6 тыс. чел. – см. таблицу) со всей очевидностью свидетельствует о том, что прирост населения в республике произошел в основном за счет лиц старших возрастных групп, т.е. об ярко выраженном феномене "постарения сверху". Однако если пользоваться общепринятым стандартом ООН (65 лет и старше), то численность пожилых в 1987 г. составила 61.3 тыс. чел. и в 1996 г. – 86.7 тыс. чел. Следовательно, абсолютный прирост числа лиц 65 лет и старше составил 25.4 тыс. чел., что еще больше подчеркивает картину старения общества.

Для сопоставления полученных данных с известными в литературе нами проведен расчет первичных демографических показателей для определения доли лиц старше трудоспособного возраста – коэффициентов $W_{60}(W_{65})$ с последующей оценкой данных по шкале Э. Россета (1968):

$$W_{60} = P_{60}/P \times 100\% \text{ или } W_{65} = P_{65}/P \times 100\%,$$

где P_{60} (P_{65}) – число лиц старше 60 (65) лет, P – общая численность населения республики.

Как принято в литературе, при интерпретации результатов считалось, что если величина W_{60} меньше 8%, то население считается "молодым", если больше 12% – "старым", для W_{65} – соответственно 4% и 7%. Наши расчеты показали, что W_{60} за период 1987–1996 гг. изменился с 16% до 19%, а W_{65} – с 8% до 11%.

Для сравнения укажем, что аналогичный показатель по всей России был равен 17.6% в 1998 г. (Здравомыслова и др., 1999), в Волго-Вятском ре-

гионе – более 23% (Лазебник, 1999), а по данным мировой демографии за 1993 г. с традиционно "старым населением" в Швеции – 22.4 %, в Норвегии – 20.6%, в Японии – 18.7%, в Грузии – 17.5%, в Канаде – 16.0% (цит. по Гогоберидзе, 2000).

Таким образом, полученные результаты однозначно свидетельствуют о том, что уже к началу анализируемого периода население республики по обоим критериям было "старым", а к 1996 г. доля пожилых еще более увеличилась. Для подтверждения этого вывода нами был также расчитан индекс старения (ИС) популяции:

$$ИС = \frac{P_{60}}{P_{(0-15)}} \times 100\%,$$

где $P_{(0-15)}$ – число детей.

Эти расчеты также показывают, что население "прогрессивно стареет" (рис. 5). Наконец, нами получены показатели роста численности долгожителей за последние пять лет (рис. 6) и выборочно определен индекс долгожительства (Никитин, Татаринова, 1998):

ИД = (Число лиц 90 лет и старше/Число лиц 60 лет и старше) × 1000%.

Чтобы наши результаты были сопоставимы с данными литературы того же периода, расчеты проводились по материалам статистики 1995, 1996 гг. При подстановке цифровых значений в формулу мы получили величины ИД соответственно 6.8 и 7.8%. В среднем по различным районам России ИД колеблется от 6.1 до 10.2% (Никитин, Татаринова, 1998).

Нами была определена и доля лиц старше 90 лет. Для территории республики при общей численности населения 764700 чел., а численности долгожителей 1133 чел. значение этой величины к 1996 г. составило 0.15%, т.е. в 2 раза меньше, чем в Грузии.

В течение последних десятилетий в масштабах всей планеты произошел невиданный ранее феномен постарения населения. Люди, достигшие возраста старше 60 лет, составили наиболее быстро растущую группу населения. За ничтожно малый эволюционный срок возросла также средняя продолжительность жизни человека. По прогнозам ООН к 2001 г. абсолютное число пожилых возрастет до 570 млн., а к 2025 г. уже превысит 1100 млн. человек, т.е. почти в два раза (цит. по Здравомыслова и др., 1999).

На первый взгляд, это биологическое явление как бы противоречит традиционным представлениям, а в социальном плане рассматривается как "демографическое бедствие". Вместе с тем академик А.М. Уголев (1985) справедливо отмечал: "Можно ли сетовать на природу только за то, что она не всегда следует тем правилам, которые для

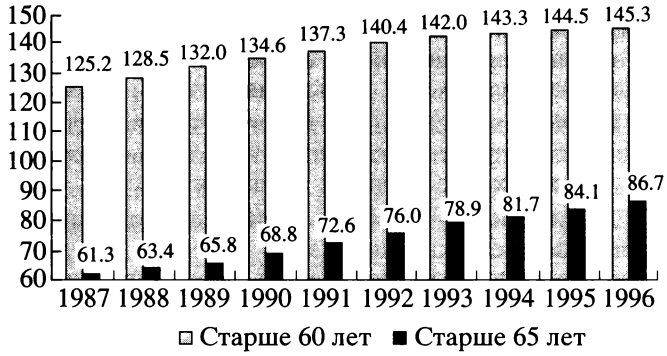


Рис. 4. Динамика численности населения (тыс. чел.) старше трудоспособного возраста (60 и 65 лет) в Республике Марий Эл.

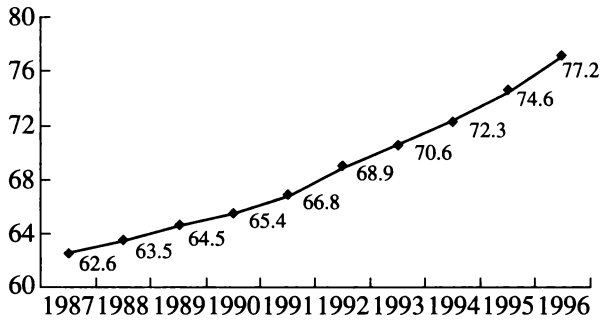


Рис. 5. Динамика ИС за период 1987–1996 гг.

Рис. 6. Динамика численности долгожителей в Республике Марий Эл за 5 лет.

нее изобретает разум ученых, а предпочитает собственную логику?" Перспективы развития геронтологии показывают, что в недалеком будущем ее достижения реально увеличат видовую продолжительность жизни людей (Анисимов, 2000). Поэтому группа долгожителей (людей старше 90 лет) в дальнейшем будет возрастать. Это предположение подтверждают и результаты нашего исследования на территории Республики Марий Эл. Они показывают, что динамика "постарения населения" в целом имеет все те же количественные

признаки, что и в других традиционно "состарившихся" странах. Поэтому назрела необходимость в накоплении знаний о старении населения в больших группах, т.е. на популяционном уровне.

По нашему мнению, в перспективе целесообразно изучать устойчивость существования группы пожилых в нескольких аспектах:

1) численность пожилых людей (отдельно – долгожителей) как индикатор здоровья окружающей среды и как показатель устойчивости существования вида;

2) уровни и особенности самоохранительного и природоохранного поведения пожилых людей;

3) качество жизни пожилых и возможности оптимальной организации их жизнедеятельности;

4) заболеваемость пожилых как индикатор "патологии" среды и показатель уровня медицинской профилактики и развития лечебно-диагностических технологий в гериатрии;

5) особенности репродуктивного поведения пожилых и степень риска передачи генетических нарушений от стареющего организма к потомству.

Этот перечень задач достаточен, чтобы признать, что группа пожилых как биосистема может быть объектом для эколого-популяционных исследований и источником новых представлений о сущности старения как планетарного явления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимов В.Н. Фундаментальная геронтология на рубеже веков // Клиническая геронтология. 2000. № 1–2. С. 25–32.

Гогоберидзе К.К. Оценка современных тенденций старения и долголетия населения Грузии // Клиническая геронтология. 2000. № 1–2. С.70–73.

Здравомыслова О., Качалова Ю., Севортьян А., Шурыгина И. Старшее поколение в современной России. Статистика, исследования, общественные организации. М.: Агентство социальной информации, 1999. 80 с.

Кирилова А.П. О демографической ситуации в Республике Марий Эл / Доклад Госкомстата РМЭ. Йошкар-Ола, 1998. 10 с.

Лазебник Л.Б. Необходимость создания гериатрической службы в структуре органов здравоохранения // Клиническая геронтология. 1999. № 1. С. 3–7.

Никитин Ю.П., Татаринова О.В. Демографические показатели долгожительства населения основных регионов Сибири и Дальнего Востока // Успехи геронтологии. 1998. Вып. 2. С. 33–36.

О состоянии окружающей и природной среды Республики Марий Эл в 1996 году / Государственный доклад Министерства экологии и природопользования Республики Марий Эл. Йошкар-Ола, 1997. 171 с.

Об основных тенденциях развития демографической ситуации в России до 2010 года / Доклад Госкомстата Российской Федерации за 1997 г. // Здравоохранение Российской Федерации. 1998. № 4. С. 21–26.

Об экологической обстановке в городе Йошкар-Оле в 1998 г. / Доклад Йошкар-Олинского городского комитета экологии и природопользования. Йошкар-Ола, 1998. 47 с.

Россет Э. Процесс старения населения. Пер. с польск. М., 1968.

Сафарова Г.Л. Демографические аспекты старения населения России // Успехи геронтологии. 1997. Вып. 1. С. 20–24.

Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: элементы современного эволюционизма. Л.: Наука, 1985. 544 с.

Чеботарев Д.Ф. Долгожительство. Медицинские и социальные аспекты. Киев, 1984. С. 24–61.

Сдано в набор 09.02.2001 г. Подписано к печати 23.03.2001 г. Формат бумаги $60 \times 88^1/_8$
Офсетная печать Усл. печ. л. 10.0 Усл. кр.-отт. 15.1 тыс. Уч.-изд. л. 9.9 Бум. л. 5.0
Тираж 1437 экз. Зак. 2135

Свидетельство о регистрации № 0110271 от 08.02.93 г. в Министерстве печати и информации Российской Федерации
Учредители: Российская академия наук,
Отделение общей биологии РАН, Уральское отделение РАН

Адрес издателя: 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
Отпечатано в ППП "Типография "Наука", 121099, Москва, Шубинский пер., 6

Журналы, издаваемые МАИК "Наука/Интерпериодика" на английском языке

Acoustical Physics
Applied Biochemistry and Microbiology
Astronomy Letters
Astronomy Reports
Automation and Remote Control
Biochemistry (Moscow)
Biology Bulletin
Biophysics
Colloid Journal
Computational Mathematics and Mathematical Physics
Cosmic Research
Crystallography Reports
Differential Equations
Doklady Biochemistry and Biophysics
Doklady Biological Sciences
Doklady Chemistry
Doklady Earth Sciences
Doklady Mathematics
Doklady Physical Chemistry
Doklady Physics
Entomological Review
Eurasian Soil Science
Geochemistry International
Geology of Ore Deposits
Geomagnetism and Aeronomy
Geotectonics
Glass Physics and Chemistry
Herald of the Russian Academy of Sciences
High Energy Chemistry
High Temperature
Human Physiology
Inorganic Materials
Instruments and Experimental Techniques
Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics
Izvestiya, Physics of the Solid Earth
Journal of Analytical Chemistry
Journal of Communications Technology and Electronics
Journal of Computer and Systems Sciences International
Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology
Journal of Experimental and Theoretical Physics
Journal of Experimental and Theoretical Physics Letters
Journal of Ichthyology
Kinetics and Catalysis
Laser Physics
Lithology and Mineral Resources
Microbiology
Molecular Biology
Oceanology
Optics and Spectroscopy
Paleontological Journal
Pattern Recognition and Image Analysis
Petroleum Chemistry
Petrology
Physics of Atomic Nuclei
Physics of Particles and Nuclei
Physics of the Solid State
Plasma Physics Reports
Polymer Science, Series A
Polymer Science, Series B
Polymer Science, Series C
Problems of Information Transmission
Proceedings of the Steklov Institute of Mathematics
Programming and Computer Software
Protection of Metals
Radiochemistry
Russian Journal of Applied Chemistry
Russian Journal of Bioorganic Chemistry
Russian Journal of Biotechnology
Russian Journal of Coordination Chemistry
Russian Journal of Developmental Biology
Russian Journal of Ecology
Russian Journal of Electrochemistry
Russian Journal of General Chemistry
Russian Journal of Genetics
Russian Journal of Inorganic Chemistry
Russian Journal of Marine Biology
Russian Journal of Mathematical Physics
Russian Journal of Nondestructive Testing
Russian Journal of Organic Chemistry
Russian Journal of Physical Chemistry
Russian Journal of Plant Physiology
Russian Microelectronics
Semiconductors
Solar System Research
Stratigraphy and Geological Correlation
Studies on Russian Economic Development
Technical Physics
Technical Physics Letters
The Physics of Metals and Metallography
Theoretical Foundations of Chemical Engineering
Thermal Engineering
Water Resources

Международная академическая издательская компания "Наука/Интерпериодика" (МАИК "Наука/Интерпериодика")
Россия, 117997, Москва, ул. Профсоюзная 90. Тел.: (095) 336-1600; Факс: (095) 336-0666.
E-mail:compmg@maik.ru, http://www.maik.ru

"НАУКА" ♦♦♦♦ МАИК "НАУКА/ИНТЕРПЕРИОДИКА"

Журналы РАН, выходящие в свет на русском языке

Агрохимия
Автоматика и телемеханика*
Акустический журнал*
Астрономический вестник*
Астрономический журнал*
Биологические мембраны
Биология внутренних вод
Биология моря*
Биоорганическая химия*
Биофизика*
Биохимия*
Вестник РАН*
Вестник древней истории
Водные ресурсы*
Вопросы ихтиологии*
Вопросы философии
Вопросы языкознания
Восток
Вулканология и сейсмология
Высокомолекулярные соединения (Сер. А, В, С)*
Генетика*
Геология рудных месторождений*
Геомагнетизм и аэрономия*
Геоморфология
Геотектоника*
Геохимия*
Геоэкология, инженерная геология, гидрогеология, геокриология
Государство и право
Дефектоскопия*
Дифференциальные уравнения*
Доклады Академии наук*
Журнал аналитической химии*
Журнал высшей нервной деятельности имени И.П. Павлова
Журнал вычислительной математики и математической физики*
Журнал научной и прикладной фотографии
Журнал неорганической химии*
Журнал общей биологии
Журнал общей химии*
Журнал органической химии*
Журнал прикладной химии*
Журнал технической физики*
Журнал физической химии*
Журнал эволюционной биохимии и физиологии*
Журнал экспериментальной и теоретической физики*
Защита металлов*
Земля и Вселенная
Зоологический журнал
Известия АН. Механика жидкости и газа
Известия АН. Механика твердого тела
Известия АН. Серия биологическая*
Известия АН. Серия географическая
Известия АН. Серия литературы и языка
Известия АН. Серия физическая
Известия АН. Теория и системы управления*
Известия АН. Физика атмосферы и океана*
Известия АН. Энергетика
Исследование Земли из космоса
Кинетика и катализ*
Коллоидный журнал*
Координационная химия*
Космические исследования*
Кристаллография*
Лесоведение
Литология и полезные ископаемые*
Микробиология*
Микроэлектроника*
Мировая экономика и международные отношения
Молекулярная биология*
Нейрохимия
Неорганические материалы*
Нефтехимия*
Новая и новейшая история
Общественные науки и современность
Океанология*
Онтогенез*
Оптика и спектроскопия*
Отечественная история
Палеонтологический журнал*
Петрология*
Письма в Астрономический журнал*
Письма в Журнал технической физики*
Письма в Журнал экспериментальной и теоретической физики*
Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования
Почвоведение*
Приборы и техника эксперимента*
Прикладная биохимия и микробиология*
Прикладная математика и механика
Проблемы машиностроения и надежности машин
Проблемы передачи информации*
Программирование*
Психологический журнал
Радиационнная биология и радиоэкология
Радиотехника и электроника*
Радиохимия*
Расплавы
Российская археология
Русская речь
Сенсорные системы
Славяноведение
Социологические исследования
Стратиграфия. Геологическая корреляция*
Теоретические основы химической технологии*
Теплофизика высоких температур*
Труды Математического института им. В.А. Стеклова*
Успехи современной биологии
Успехи физиологических наук
Физика Земли*
Физика и техника полупроводников*
Физика и химия стекла*
Физика металлов и металловедение*
Физика плазмы*
Физика твердого тела*
Физиология растений*
Физиология человека*
Химическая физика
Химия высоких энергий*
Химия твердого топлива
Экология*
Экономика и математические методы
Электрохимия*
Энергия, экономика, техника, экология
Этнографическое обозрение
Энтомологическое обозрение*
Ядерная физика*

** Журнал издается МАИК "Наука/Интерпериодика" на английском языке*