

УДК 576.2

МУЛЬТИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ОСОБЕЙ В ТЕЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕЗА И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ И СОСТАВА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ *

Л. И. ВОРОНЦОВА, Л. Б. ЗАУГОЛЬНОВА

Московский государственный педагогический институт им. В. И. Ленина

Рассматривается явление поливариантности развития, наблюдаемое в онтогенезе разных видов растений. Выявлено несколько форм поливариантности, которые приводят к различиям особей (в пределах возрастных групп) по темпам развития, мощности растений, их морфологической структуре и ходу сезонного развития. Поливариантность развития можно рассматривать как один из механизмов регулирования численности и состава ценопопуляций. Разнообразие форм развития особей в ценопопуляциях имеет адаптационное значение и обеспечивает устойчивость ценопопуляций при колебаниях внешних факторов.

Ценопопуляцию растений можно рассматривать как биологическую систему надорганизменного уровня, функционирующую в рамках фитоценоза. Целостность ценопопуляции как системы обеспечивается благодаря сочетанию относительно константных и варьирующих процессов. Устойчивость ценопопуляций у растений в значительной степени определяется пластичностью растительных организмов.

Реализация онтогенетической программы, закрепленной генетически, осуществляется в изменчивых условиях среды, под влиянием которых наблюдаются модификации этого фиксированного процесса. Наиболее существенные параметры развития воспроизводятся достаточно жестко, другие же зависят в значительной степени от условий внешней среды.

Анализ хода возрастных преобразований растений показывает, что даже в пределах одного и того же ценоза развитие особей в онтогенезе может идти разными путями (поливариантность развития, Матвеев, 1975), что приводит к формированию в ценопопуляции различных биогрупп.

Как показывают фактические материалы по изучению структуры ценопопуляций, можно выделить несколько форм проявления поливариантности развития. Довольно распространенной формой является развитие особей на разных уровнях жизненности, что определяет дифференциацию возрастных групп на особи, отличающиеся по мощности вегетативной и генеративной сферы и по устойчивости в ценопопуляции. Такого рода поливариантность достаточно четко прослежена на ряде растений, относящихся к разным биоморфам, как например, плотнодерновинный злак *Festuca sulcata* Hack. и стержнекорневой полукустарничек *Artemisia badhysi* Krasch. et Lincz. (Проскурякова, 1968), стержнекорневой многолетник *Rumex confertus* Willd. (Маркова, 1968), рыхлодерновинный луговой злак *Festuca pratensis* Huds. и пустынный кустарниковый галоксерофит *Anabasis aphylla* L. (Воронцова и др., 1976).

* Материалы доложены на межвузовской конференции по изучению структуры и динамики растительного покрова 27.I.1977 г.

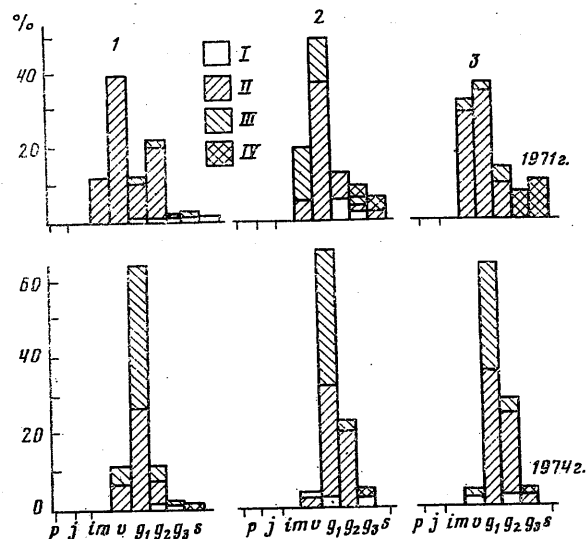


Рис. 1. Возрастные спектры (%) ценопопуляций *Anabasis aphylla* L. в фитоценозах солончакового понижения (Чимкентская обл., близ пос. Бугунь).

1 — эфемеро-солянково-итсегековая ассоциация; 2 — эфемеро-итсегековая ассоциация; 3 — лебедово-итсегековая ассоциация. I — высший уровень жизнеспособности особей, II — средний уровень, III — низший уровень, IV — особи старого генеративного и сецильного состояния, образовавшиеся из взрослых вегетативных или молодых генеративных; p — всходы, j — ювенильные особи, im — иматурные особи, v — взрослые вегетативные, g₁ — молодые генеративные, g₂ — средневозрастные, g₃ — старые генеративные, s — сецильные.

В ценопопуляциях итсегека (*Anabasis aphylla*) выделены особи трех уровней жизнеспособности, различающиеся по мощности и устойчивости в ценозе. Наряду с этим выделена специфическая группа, включающая ослабленные особи, онтогенез которых идет по сокращенному типу с выпадением отдельных этапов (Воронцова и др., 1976). Соотношение особей разного уровня жизнеспособности у итсегека изменяется в зависимости от экологических условий. Ценопопуляции этого вида были рассмотрены в экологическом ряду по засолению (рис. 1). В начале ряда — эфемеро-солянково-итсегековая ассоциация (рис. 1, 1) на слабозасоленных участках верхних частей склона солончакового понижения, в конце ряда — лебедово-итсегековая ассоциация (рис. 1, 3) на интенсивно засоленных участках в центре солончакового понижения. При увеличении степени засоленности почв от 1 к 3 участку в ценопопуляциях итсегека по наблюдениям 1971 г. накапливаются ослабленные особи (рис. 1, III—IV). Под воздействием выпаса и интенсивных хозяйственных заготовок соотношение особей по жизнеспособности изменяется. Наблюдения, проведенные на одних и тех же участках (рис. 1, 1—3) с интервалом в три года (1971—1974) позволяют заключить, что соотношение групп у итсегека по уровням жизнеспособности заметно изменилось к 1974 г., что выразилось в резком сокращении доли особей I — наивысшего уровня жизнеспособности и возрастания — до преобладания в ценопопуляциях — участия ослабленных особей (III группа). Это в свою очередь приводит к резкому сокращению численности, поскольку ослабленные особи быстро выпадают из ценоза (табл. 1). Сходный механизм сокращения численности описан С. А. Марковой (1968) для *Rumex confertus*.

Таблица 1

Влияние выпаса на численность (на 1 м²) взрослых особей и преобладающий уровень жизнеспособности особей итсегека в пустынях Северного Приаралья (Чок-Усу, Актобинская обл.)

Характеристика	Участки					
	1		2		3	
	1966 г.	1975 г.	1966 г.	1975 г.	1966 г.	1975 г.
Преобладающий уровень жизнеспособности	II	II—III	II	III	II	III
Численность взрослых особей	5,9	1,1	12,7	1,3	9,6	1,8

Примечание. II — средний уровень жизнеспособности; III — низший уровень.

Соотношения между группами, различающимися по жизнеспособности особей, не остаются постоянными также в разных возрастных состояниях растений (Девятов, 1961; Воронцова, Гатцук, устное сообщение). Например, в ценопопуляциях итсегека наибольшая дифференциация возрастных групп по уровням жизнеспособности наблюдается у молодых и старых генеративных растений; в этих группах представлены особи всех трех уровней жизнеспособности. Фоном обычно является II (средний) уровень, особи I (наивысшего) уровня встречаются не часто и в основном характерны для средневозрастных особей; особи III (низшего) уровня, как правило, встречаются в группе взрослых вегетативных, старых генеративных и сецильных растений. Жизненное состояние особей подвержено флуктуациям (Борисова, Попова, 1972; Любарский и др., 1975; Работнов, 1975; Куркин, 1976; Воронцова и др., 1976) и поэтому является динамичным адаптивным признаком ценопопуляции.

Различия особей по жизнеспособности можно рассматривать в качестве одного из механизмов регуляции численности и возрастного состава ценопопуляций, так как именно доля слабых растений определяет интенсивность отмирания особей в группе и в итоге численность и соотношение особей разных возрастных групп.

Различие по мощности может быть связано как с генетической неоднородностью популяций (например, *Corydalis cava* (L.) Schwegg. et Koerte, Michalkova, 1967; *Artemisia taurica* Willd., *Artemisia diffusa* Krasch, Падунина, 1975) так и с различиями в условиях существования.

В качестве другой формы проявления поливариантности развития можно рассматривать различия особей по темпам развития в течение онтогенеза. Темпы развития мы определяем как скорость биоморфологических преобразований растений в онтогенезе. Это явление довольно широко известно, оно было отмечено В. Н. Сукачевым (1941) и нашло отражение в правиле Сукачева; указание на аналогичные процессы имеется у К. М. Завадского (1954, 1968). Различия в темпах развития были установлены в экспериментальных посевах или посадках разной плотности. Именно различия в темпах роста, а также мощности деревьев послужили основой для

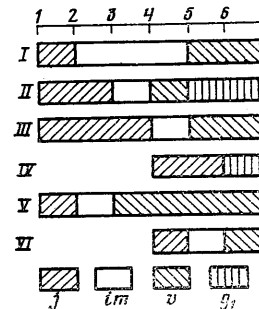


Рис. 2. Различия особей по темпам развития в ценопопуляции *Alyssum lepense* Adam. I—IV — варианты развития особей; 1—6 — сроки наблюдений; 1 — V.1972; 2 — IX.1972; 3 — V.1973; 4 — IX.1973; 5 — V.1974; 6 — VII.1974; волнистая линия по краю означает, что дальнейший ход развития неизвестен. Остальные обозначения как на рис. 1.

целого ряда классификаций деревьев в одновозрастных древостоях. Свойство растений образовывать внутрипопуляционные группы по темпам роста и развития, видимо, можно считать всеобщим (Гродзинский, Гродзинская, 1962).

Наблюдения за разными видами позволяют раскрыть некоторые процессы, которые в конечном итоге определяют появление групп, различающихся по темпам развития особей в ценопопуляции.

Во-первых, это замедление или ускорение развития в течение отдельных возрастных этапов. Наблюдения, проводимые на постоянных площадках за развитием ценопопуляций *Alyssum lepense* Adam., вскрывают следующие закономерности (рис. 2): длительность ювенильного состояния у разных особей этого вида варьирует от полугода до полутора лет, имматурное состояние может отсутствовать вовсе или длиться от полугода до полутора лет, то же можно сказать о взрослом вегетативном состоянии (см. рис. 2, где разной штриховкой обозначены соответствующие возрастные состояния). Варьирование темпов развития отмечено у *A. lepense* практически во всех возрастных состояниях. Сочетание скорости развития в разных возрастных состояниях у различных особей весьма разнообразно: при удлинении более раннего периода (рис. 2, III), последующий может оказаться сокращенным и наоборот (рис. 2, I). Это обстоятельство создает возможности временного и пространственного варьирования возрастной структуры в ценопопуляциях в зависимости от условий, что имеет большое значение в регулировании численности и состава ценопопуляций.

Во-вторых, различия в темпах развития у разных особей могут выражаться в отсутствии отдельных возрастных состояний, свойственных данному виду, т. е. в развитии некоторых особей в ценопопуляции по сокращенной онтогенетической программе. У разных видов наблюдается выпадение имматурного, взрослого вегетационного, средневозрастного, старых вегетативного и генеративного возрастных состояний. Давно известные в литературе факты зацветания растений с ювенильными листьями, видимо, можно рассматривать как явление, подтверждающее отсутствие имматурного и взрослого вегетативного состояний. Пропуск в развитии растений средневозрастного и других состояний в литературе менее известен, однако внимательное изучение онтогенеза видов показало, что это явление довольно широко распространено, особенно у целого ряда злаков — *Stipa pennata* L. (Беданюкова и др., 1975), *Agrostis tenuis* Sibth. (Курченко, 1974), *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag. (Чебураева, 1976), отмечено у *Adonis vernalis* L. (Пошкурлат, 1973), наблюдалось нами у *Artemisia campestris*, *Helichrysum aeneum* (L.) Moench. Выпадение отдельных возрастных состояний может быть связано с ухудшением условий существования (Пошкурлат, 1973; Курченко, 1974; Чебураева, 1976). Более редкий случай — переход особей из взрослого вегетативного или молодого генеративного состояния в сенильное (Воронцова и др., 1976). Если это явление приобретает в ценопопуляциях прогрессирующий характер, например в крайних условиях существования вида, то ценопопуляция этого вида оказывается на грани исчезновения из растительного покрова.

Ход развития особей с выпадением отдельных возрастных состояний определяет тип возрастного спектра ценопопуляций. Это хорошо прослеживается при сравнении возрастных спектров *Stipa pennata* (рис. 3) в песчаных степях Наурзумского заповедника и Курских степях (Голубева, 1966; Воронцова, Жукова, 1976), *Festuca sulcata* — в комплексной полупустыне Северного Прикаспия и в зональных степях Наурзумского заповедника (рис. 3). В степях Наурзумского заповедника большинство экземпляров *Stipa pennata* и *Festuca sulcata* не проходят средневозрастного состояния, что связано с комплексом внешних причин (Воронцова, Жукова, 1976).

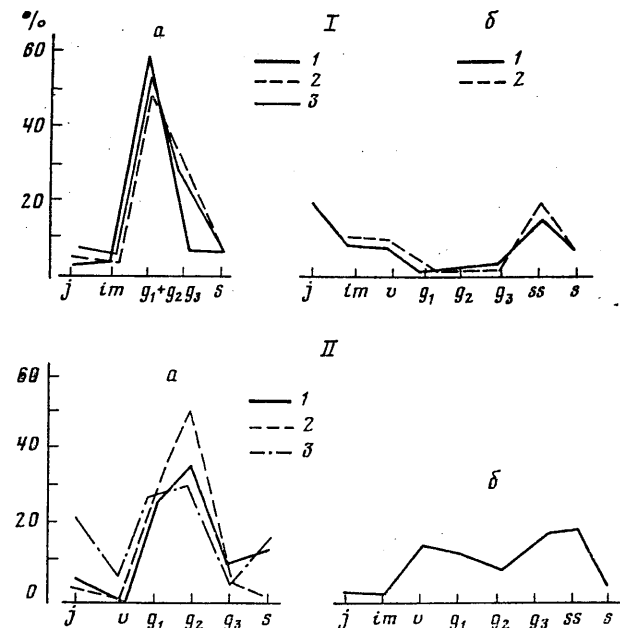


Рис. 3. Возрастные спектры *Stipa pennata* L. и *Festuca sulcata* Hack. I — *Stipa pennata*: а — на некосимом участке Курской степи; 1 — наблюдения 1960 г., 2 — 1961 г., 3 — 1962 г., б — в песчаной степи Наурзумского заповедника: 1 — наблюдения 1972 г., 2 — 1974 г. II — *Festuca sulcata*: а — в степных ассоциациях комплексной полупустыни Северного Прикаспия: 1 — первая ступень выпаса (слабо нарушенные участки), 2 — вторая ступень выпаса, 3 — третья ступень выпаса; б — в зональной степи Наурзумского заповедника. ss — субсенильные; остальные обозначения, как к рис. 1

Можно предположить, что сокращенный ход развития при выпадении средневозрастного состояния позволяет сохранить генетическое разнообразие особей в ценопопуляции, одновременно снижая остроту конкуренции в условиях, отклоняющихся от оптимальных. В целом этот процесс можно рассматривать как один из способов адаптации видовых ценопопуляций к неблагоприятным условиям внешней среды (Леопольд, 1968).

Одной из причин, приводящих к разнообразию темпов развития особей, является наличие у ряда видов двух параллельных линий развития: семенной и вегетативной. Такие параллельные ряды описаны у *Medicago falcata* L. (Григорьева, 1975), а по нашим наблюдениям у *Helichrysum aeneum*, *Seseli ledebouri* G. Don. и *Scorzonera ensifolia* Bieb. в степях Наурзумского заповедника.

Обычно это явление отмечается в ценопопуляциях стержнекорневых многолетников, способных к образованию в той или иной степени омоложенного вегетативного потомства. Наблюдения показывают, что развитие особей семенного и вегетативного происхождения однотипно с морфологической точки зрения. Существенные различия отмечаются лишь на самом первом этапе. В дальнейшем основные различия выражаются в неодинаковой мощности и темпах развития особей. На примере *Medicago falcata* (Григорьева, 1975) можно видеть, что особи семенной и вегетативной линий развития отличаются по таким показателям

Таблица 2

Некоторые биометрические показатели особей семенного и вегетативного происхождения *Medicago falcata* (Григорьева, 1975)

Происхождение	Возрастное состояние	Надземные побеги		Число цветков в соцветии
		число	высота, см	
Семенное	g ₁	6,2	48,0	10,8
Вегетативное		4,4	59,8	5,5
Семенное	g ₂	20,3	69,3	11,5
Вегетативное		17,3	73,7	7,5
Семенное	g ₃	16,7	53,2	8,3
Вегетативное		7,5	59,4	3,4

Примечание. Средний сухой вес семенной особи — 12,7 г, вегетативной — 5,0 г.

телям, как количество и длина надземных побегов, число цветков и соцветий, при этом длина побегов выше у особей вегетативного происхождения, а число побегов и цветков в соцветии — у особей семенного происхождения (табл. 2).

Существенные различия в темпах развития особей семенной и вегетативной (корневые отпрыски) линий отмечены нами у *Seseli ledebouri*. Так, для перехода в генеративное состояние семенной особи требуется (начиная с ювенильного состояния) не менее 10 лет, а корневые отпрыски начиная с имматурного состояния достигают его за 2—3 года.

Таким образом, особи семенного и вегетативного происхождения отличаются по мощности и темпам развития. Естественно, что потенциальные возможности их также неодинаковы.

Поскольку участие семенной и вегетативной фракции не остается одинаковым в разных ценозах (Григорьева, 1975), эти соотношения можно рассматривать как приспособительное свойство вида. Мы показали, что выявление этих соотношений и их количественная оценка очень важны при ценопопуляционных исследованиях.

Еще одна форма проявления поливариантности развития — различный ход морфогенеза у особей, что иногда приводит к образованию отличимых жизненных форм у одного и того же вида в пределах ценоза. При этом следует отметить, что степень проявления подобной дифференциации у разных видов может быть неодинаковой.

У некоторых видов морфологические различия проявляются лишь на ранних стадиях онтогенеза, у взрослых же растений эти различия сглаживаются. У особей *Phleum pratense* L. (Матвеев, 1975) на начальных этапах онтогенеза прослеживается два варианта развития: а) формирование особей с укороченными побегами и б) с полурозеточными побегами. Это позволяет выделить несколько подгрупп особей в ювенильном и имматурном состояниях. В дальнейшем у особей этого вида развиваются только полурозеточные побеги.

У имматурных особей некоторых видов ковылей (*Stipa pennata*, *S. capillata* L.) первичный куст может формироваться как при сохранении главного (первичного) побега, так и при его отмирании.

В ряде случаев существенные морфологические различия, появившиеся на ранних этапах онтогенеза особи, сохраняются на протяжении почти всего ее развития, т. е. мы имеем дело с разными жизненными формами в пределах одной ценопопуляции. В качестве примера можно привести развитие двух биоморфов в ценопопуляции *Galium ruthenicum* Willd. Морфологические различия выражаются в характере развития подземных побегов: у одних особей развиваются подземные побеги с

удлиненными междоузлиями и формируются длинные корневища, у других подземные побеги укорочены, в результате образуется компактная дерновина. Четкие различия в ходе онтогенеза начинают выявляться при достижении растением взрослого вегетативного состояния (Заугольнова, 1974). Соотношение форм в разных ценопопуляциях *Galium ruthenicum* неодинаково (Заугольнова и др., 1976), и это позволяет предполагать, что процесс формообразования и отбора не одинаково осуществляется в разных ценопопуляциях.

Отмеченные варианты морфологических преобразований могут быть связаны как с условиями внешней среды (*Phleum pratense*), так и с генетической неоднородностью особей (*Galium ruthenicum*).

Одной из достаточно известных форм поливариантности развития являются различия по ритмам сезонного развития. Наличие поздно и рано распускающихся форм у дуба, ясеня и других видов деревьев, скороспелых и позднеспелых форм в популяциях однолетников (Маркова, Марков, 1976) и многолетних растений отражают именно эту сторону поливариантности. Дифференциацию растений в пределах ценопопуляций по этому признаку можно найти в ряде работ (Степанов, 1976; Заугольнова и др., 1976).

Внутрипопуляционная дифференциация по признакам биоморфы — полиморфизм особей — широко распространенное явление. Такие факты можно найти в работах В. Н. Сукачева (1927, 1959 и др.), Е. Н. Синской (1948), К. М. Завадского (1968), Т. М. Покровской (1976) и др. Значение этих форм в микроэволюционных процессах трудно переоценить. Еще В. Н. Сукачев (1959) отмечал, что эти формы (биотипы) в борьбе за существование ведут себя по-разному, а значит, могут являться объектами естественного отбора в видовых популяциях.

Обзор имеющегося фактического материала и литературы позволяет рассматривать поливариантность развития как один из механизмов регуляции численности и состава ценопопуляций. Это одна из существенных характеристик ценопопуляций, позволяющая расценивать последнюю как видовую систему, в которой осуществляется формообразование и естественный отбор у растений. Разнообразие форм развития в ценопопуляциях имеет адаптационное значение и обеспечивает устойчивость ценопопуляций при колебаниях внешних факторов.

ЛИТЕРАТУРА

- Беданкова О. А., Воронцова Л. И., Михайлова Н. Ф. 1975. Бюл. МОИП. Отд. биол., 80, 2, 77—91.
 Борисова И. В., Попова Т. А. 1972. Ботан. ж., 57, № 7, 779—793.
 Воронцова Л. И., Жукова Л. А. 1976. В сб.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., «Наука».
 Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Ермакова И. М. 1976. В сб.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., «Наука».
 Голубева И. В., 1966. Возрастной состав и динамика численности популяций некоторых видов растений в разных условиях луговой степи. Автореф. канд. дис., М., МОИП им. Н. К. Крупской.
 Григорьева Н. М. 1975. Возрастная и пространственная структура ценопопуляций желтой люцерны (*Medicago falcata* L.). Канд. дис., М., МГПИ им. Ленина.
 Гродзинский А. М., Гродзинская Г. С. 1962. В сб.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск.
 Десятков А. С. 1961. Ботан. ж., 46, 1, 39—50.
 Завадский К. М. 1954. Ботан. ж., 39, № 4, 515—544.—1968. Вид и видообразование. Л., «Наука».
 Заугольнова Л. Б. 1974. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, № 8, 65—72.
 Заугольнова Л. Б., Михайлова Т. Д., Просвирина Е. А. 1976. В сб.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., «Наука».
 Куркин К. А. 1976. Системные исследования динамики лугов. М., «Наука».
 Курченко Е. И. 1974. В сб.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., Изд. МГПИ.
 Леопольд А. 1968. Рост и развитие растений. М., «Мир».

- Любарский Е. Л., Полуянова В. И., Силина Л. Г. 1975. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, № 10, 75—79.
- Маркова С. А. 1968. Пробл. ботаники, т. 10. Л., «Наука».
- Маркова С. А., Марков М. В. 1976. Бюл. МОИП. Отд. биол., 81, № 6, 109—117.
- Матвеев А. Р. 1975. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяций тимофеевки луговой и тимофеевки степной. Автореф. канд. дис., М. МГПИ им. Ленина.
- Падунина В. М. 1975. В кн.: Теоретические основы и методы фитомелiorации пустынных пастбищ юго-западного Кызылкума. Ташкент, ФАН.
- Покровская Т. М. 1976. В об.: Проблемы экологической морфологии растений. Тр. МОИП, 42, 156—166.
- Пошкурлат А. П. 1973. Горлицы СССР. Докт. дис., М. МГПИ им. Ленина.
- Проскурякова Г. М. 1968. Ботан. ж., 53, № 4, 524—531.
- Работнов Т. А. 1975. Луговедение. М., «Высшая школа».
- Синская Е. Н. 1948. Динамика вида. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Степанов Б. П. 1976. Ритм сезонного развития и жизненные формы растений чернопихово-широколиственных лесов Южного Приморья. Автореф. канд. дис., М. МГПИ им. Ленина.
- Сукачев В. Н. 1927. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. Юбилейный сб., посв. И. П. Бородину. Л.—1941. Докл. АН СССР, 30, № 8, 752—755.—1959. Бюл. МОИП. Отд. биол., 64, № 4, 35—46.
- Чебураева А. Н. 1976. Строение и динамика ценопопуляций овсецов Шелля и опушенного в северных степях. Автореф. канд. дис., М. МГПИ им. Ленина.
- Michalkova V. 1967. Acta Fac. Rer. Natur. Univ. Comeniana. Bot., 15, 49—55.

Статья поступила в редакцию
30.III.1977

INDIVIDUAL MULTIVARIATIONS IN PLANT DEVELOPMENT DURING ONTOGENESIS AND THEIR ROLE IN THE REGULATION OF CENOPOPULATION NUMBERS AND COMPOSITION

L. I. VORONTOVA, L. B. ZAUGOLNOVA

V. I. Lenin State Pedagogical Institute of Moscow

Summary

In the course of ontogenesis various plant species were found to show individual multivariations within age groups as to their power, growth rates, morphological structure and course of seasonal development. These polyvariations may be accounted for by heterogeneity of environmental conditions and genetic heterogeneity of individuals in a cenopopulation.

Multivariations are considered as one of the mechanisms regulating cenopopulation numbers and composition. Diversity of developmental forms in cenopopulations is of an adaptive value and provides for the stability of cenopopulations when external factors are changing.