

УДК 582.951.64.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И РАЗМЕРНАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ *VERONICA LONGIFOLIA* L.

Н.В. Илюшечкина

Марийский государственный университет, Йошкар-Ола

*Проведено изучение морфологической и размерной поливариантности *Veronica longifolia* L. Установлено, что на структуру универсального модуля – монокарпического побега и элементарных модулей в его составе могут влиять как эндогенные факторы (онтогенетическое состояние особи), так и экзогенные (условия произрастания). Наиболее важным фактором, оказывающим влияние на морфологическую и размерную поливариантность, является влажность почвы.*

Одним из наиболее фундаментальных подходов в познании биологического разнообразия является изучение поливариантности развития видов. Поливариантность развития широко распространена у растений и может рассматриваться как одно из проявлений модификационной изменчивости [1].

Veronica longifolia – летнее-зеленый длиннопобеговый длиннокорневищный вегетативно-подвижный, явнополицентрический со специализированной нормальной полной дезинтеграцией многолетник-поликарпик с гипогенным корневищем и моноциклическими в надземной части ортотропными удлинненными побегами.

Монокарпический побег *V. longifolia*, в зависимости от места положения почки возобновления, – почвенно-воздушный анизотропный. Плагитропные побеги всегда подземные. В пределах монокарпического побега у генеративных растений выражен листовой полиморфизм. В приземной части побега стеблевые листья низовой формации – чешуевидные; далее, вверх по побегу, – листья срединной формации – продолговато-ланцетные; листья верховой формации – прицветники.

V. longifolia – гигромезофит, очень пластичный вид, тяготеющий к местам с богатыми обильно увлажненными почвами. По данным Д.Н. Цыганова [9], *V. longifolia* занимает по увлажнению участки от среднестепных до болотных почв, произрастает на особо бедных – слабозасоленных почвах. По кислотности – от кислых до слабощелочных почв, по богатству азотом – от бедных до избыточно богатых азотом почв. Вид толерантен к слабо переменному – резко переменному увлажнению и произрастает на открытых пространствах – в светлых лесах.

Работа проводилась в природных ценопопуляциях Юринского района Республики Марий Эл. Было исследовано четыре ценопопуляции *V. longifolia*. Всего было изучено 257 растений. Для каждой особи определялось онтогенетическое состояние, согласно набору критериев, предложенных Т.А. Работновым [5], А.А. Урановым [8]. Поливариантность онтогенеза изучали согласно классификации Л.А. Жуковой [1]. Структуру соцветий описывали, используя идеи W. Troll [10], классификацию соцветий Т.В. Кузнецовой с соавторами [2]. Для оценки количественных признаков особей была использована стандартная статистическая характеристика – среднее арифметическое, ошибка среднего, коэффициент вариации [3].

Сравнение количественных признаков особей проводили с использованием компьютерной программы STATISTICA 5,5 (однофакторный дисперсионный анализ). Сравнение разных типов соцветий в разных онтогенетических группах и разных

ценопопуляциях проводили с помощью компьютерной программы RCEXACT (точный критерий Фишера, при оценке дисперсий малочисленных выборок).

Универсальным модулем в строении побегового тела растения *V. longifolia* является одноосный монокарпический побег [6]. Для сравнения универсальных модулей одновозрастных растений разных ценопопуляций между собой учитывали несколько морфометрических признаков: высоту побега, число боковых побегов (укороченные побеги обрастания – брахибласты), число метамеров, длину и ширину листьев, длину черешка, число почек возобновления; особи генеративного периода сравнивали по длине главного соцветия и числу цветков на главном соцветии.

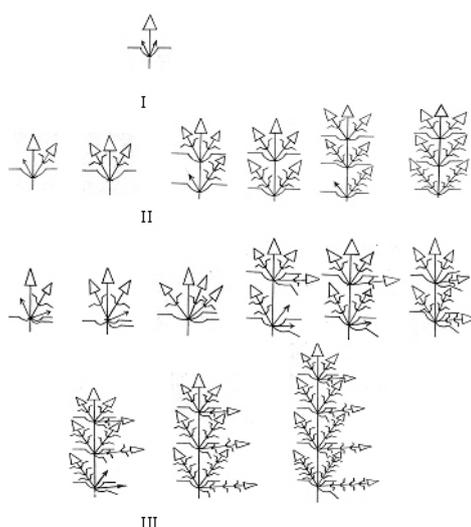
Растения иммаурного онтогенетического состояния не различаются в разных условиях обитания. Виргинильные, молодые генеративные растения *V. longifolia* в ценопопуляции, произрастающей на более увлажненной почве в березняке липовом, имели максимальную высоту побегов и максимальную длину листа. Зрелые генеративные растения в той же ценопопуляции, произрастающей на более увлажненной почве, отличались максимальными значениями по следующим показателям: высота побега, число боковых побегов, число метамеров, длина листьев, числу почек возобновления. По ширине листа, длине черешка и по длине главного соцветия значимых различий не выявлено. Субсенильные растения различались по нескольким признакам: высоте побега, числу метамеров, длине листа.

Анализ коэффициента вариации признаков в онтогенезе показал, что сильно варьируют такие признаки, как длина главного соцветия и число цветков на главном соцветии в молодом, зрелом и старом генеративном онтогенетических состояниях, а также число почек возобновления почти во всех онтогенетических состояниях. Наиболее стабильными оказались следующие признаки: высота побега, число метамеров.

Соцветие – наиболее переменная часть побега *V. longifolia*. Оно может быть в виде тройной или двойной фрондозно-фрондулозной, а также фрондулозно-брактеозной терминальной кисти. Парциальные кисти длинные, густые, конические, брактеозные, открытые [6].

Первой зацветает терминальная кисть. Позднее распускаются цветки паракладиев. Паракладии различаются по числу метамеров, число которых увеличивается базипетально. При повреждении конуса нарастания побега (сенокосение, выпас скота, обкусывание животными) интенсивно начинают развиваться боковые побеги обрастания, достигающие значительных размеров.

При изучении соцветий *V. longifolia* мы выделили типы и подтипы. В основу выделения типов положен качественный признак – отсутствие и характер расположения паракладиев в узлах. Выделено три типа соцветий. Первый тип соцветий характеризуется отсутствием паракладиев и наличием только терминальной кисти, второй тип – супротивным расположением паракладиев, и третий тип – наличием мутовок из трех паракладиев (рисунок). Количество паракладиев в соцветии может быть различно. Во втором типе отмечено варьирование числа паракладиев от 1 до 6. В третьем типе число паракладиев варьирует от 1 до 12. Типы соцветий выделены с учетом онтогенетических состояний (табл. 1).



Типы соцветий *Veronica longifolia*

I – характерно отсутствие паракладиев и наличие только терминальной кисти; II – характерно супротивное расположение паракладиев; III – характерно наличие мутовок из трех паракладиев.

Таблица 1

Частота растений *Veronica longifolia* с разным типом соцветий, %

Тип соцветия	Онтогенетические группы		
	g ₁	g ₂	g ₃
1	80,2	0	73,4
2	18,6	43,8	13,3
3	1,2	56,2	13,3

В g₁ онтогенетической группе около 80 % приходится на первый тип соцветий, около 19 % – на второй, и совсем мало соцветий третьего типа (1 %). В g₂ онтогенетической группе примерно одинаковые частоты соцветий второго и третьего типов и совсем нет соцветий первого типа. В g₃ онтогенетической группе примерно 73 % приходится на соцветия первого типа и одинаковые частоты соцветий второго и третьего типов.

При сравнение разных типов соцветий в разных онтогенетических группах (точный критерий Фишера) оказалось, что частоты типов соцветий в g₁, g₂ и g₃ онтогенетических группах различаются в разных ценопопуляциях (P < 0,05), также отличаются g₁ и g₃ онтогенетические группы от g₂. Не отличаются частоты типов соцветий g₁ и g₃ онтогенетических групп.

Для g₁ и g₃ онтогенетических групп, во всех изученных ценопопуляциях, характерен первый тип соцветия, на него приходится от 50 до 100 %. В этих же онтогенетических группах почти нет соцветий третьего типа. В g₂ онтогенетической группе совсем нет соцветий первого типа, большая часть особей этой группы имеют соцветия второго и третьего типов. В ценопопуляции 4, произрастающей на более увлажненной почве, около 85 % особей g₂ онтогенетической группы имеют соцветия третьего типа (табл. 2).

Сравнивая типы соцветия в одновозрастных группах g_1 и g_3 как между разными ценопопуляциям, так и внутри ценопопуляций, получили, что g_1 и g_3 онтогенетические группы по типам соцветия статистически значимо не различаются.

Ранее Н.П. Савиных [6] было показано, что число паракладиев *V. longifolia* зависит от условий обитания. В густом травостое и более тенистых местах увеличивается число паракладиев, в более засушливых условиях образуются терминальные кисти.

Таблица 2.

Частота растений *Veronica longifolia* с разным типом соцветий для каждой ценопопуляции, в %

Тип соцветия	ЦП 1			ЦП 2			ЦП 3			ЦП 4		
	g_1	g_2	g_3									
1	68,6	0	70,0	78,6	0	66,7	93,3	0	100,0	90,9	0	50,0
2	31,4	58,3	10,0	18,2	55,6	33,3	6,7	69,2	0	9,1	14,7	50,0
3	0	41,7	20,0	9,1	44,4	0	0	30,8	0	0	85,3	0

Анализ числа паракладиев в изученных нами ценопопуляциях (табл. 3) показал следующее. Во всех ценопопуляциях большую часть в g_1 и g_3 онтогенетических групп занимают особи, для которых характерно отсутствие паракладиев. Для зрелого генеративного онтогенетического состояния во всех ценопопуляциях наиболее характерным является наличие двух и трех паракладиев, реже встречаются соцветия с четырьмя, пятью и более паракладиями. Сравнение числа паракладиев показало, что во всех ценопопуляциях статистически высоко значима разница между g_1 и g_2 , g_2 и g_3 онтогенетическими группами ($P < 0,05$) и различие статистически незначимо между g_1 и g_3 возрастными группами.

Таблица 3.

Распределение числа паракладиев в соцветиях *Veronica longifolia*

Число паракладиев	ЦП 1			ЦП 2			ЦП 3			ЦП 4		
	g_1	g_2	g_3									
0	24	-	7	11	-	2	14	-	1	20	-	1
1	2	1	1	3	-	-	1	-	-	-	-	1
2	8	12	-	-	4	1	-	8	-	1	6	-
3	1	5	1	-	-	-	-	6	-	-	14	-
4	1	4	-	-	-	-	-	4	-	-	6	-
5	-	1	-	-	2	-	-	3	-	-	2	-
6	-	1	-	-	2	-	-	2	-	-	4	-
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
9	-	-	-	-	1	-	-	3	-	-	1	-
12	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-

Таким образом, нами выявлена морфологическая и размерная поливариантность структуры побегов *V. longifolia*. Установлено, что *V. Longifolia*, как гигромезофит,

имеет максимальную высоту и длину листа на увлажненных почвах. Длина главного соцветия и число цветков на главном соцветии в молодом, зрелом и старом генеративном онтогенетических состояниях сильно варьируют в зависимости от условий обитания. Наиболее стабильные в онтогенезе такие признаки, как высота и число метамеров побега. Структура соцветия *V. longifolia* изменяется, а именно изменяется число паракладиев в соцветии и их расположение. Большинство особей g_1 и g_3 онтогенетических групп не имеют паракладиев. Более разветвленные соцветия g_2 онтогенетической группы с большим числом паракладиев обнаружены на более увлажненной почве.

Следовательно, структура универсального модуля *V. longifolia* и поливариантность элементарных модулей в его составе могут определяться как эндогенными факторами (онтогенетические состояния), так и экзогенными (условия обитания), благодаря чему модульный организм «врастает в среду» [4]. Если организм находится в генеративном периоде онтогенеза, число элементарных модулей не может быть меньше того числа, которое сможет обеспечить репродукцию [7].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995.
2. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия: Морфологическая классификация. СПб., 1992.
3. Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1990.
4. Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6 – 17.
5. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып.1. С.465 – 483.
6. Савиных Н.П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006.
7. Савиных Н.П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас растений: Научное издание. 2007. Т. 5. С. 15 – 34.
8. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7 – 34.
9. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983.
10. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena, 1964.

MORPHOLOGICAL AND DIMENSIONAL POLYALTERNATIVENESS *VERONICA LONGIFOLIA* L.

N.V. Iljuschekina

Mari State University, Yoshkar-Ola

Studying morphological and dimensional polyalternativeness Veronica longifolia is lead. It is established, that frame of the universal module and elementary modules in his structure can influence as internal causes (an ontogenetic state of an individual), and choronomic (conditions of growth). The most important factor influencing morphological and dimensional polyalternativeness is humidity of bedrock.