

УДК 581.5:581.15:58.009

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ УДЕЛЬНОЙ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ И ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ *SILENE LATIFOLIA* POIR. (CARYOPHYLLACEAE)

К.Б. Попова¹, С.Н. Лысенков², И.А. Талызина³, Ф.А. Целлариус⁴

Функциональные признаки растений, в том числе удельная листовая поверхность (УЛП), и жизненные стратегии способны широко варьировать внутри вида и отражают реакцию растений на внешние факторы, а также связаны с рядом морфо-физиологических признаков. На примере двудомного малолетнего вида *Silene latifolia* изучена внутривидовая изменчивость УЛП и жизненных стратегий, обусловленная возрастом, полом и условиями местообитания. УЛП *S. latifolia* значимо выше ($286,6 \pm 11,8 \text{ см}^2/\text{г}$, $n = 38$) на залежи с более богатыми почвами и более низким травяным ярусом, чем на залежи с более кислыми и бедными почвами и более высоким травяным ярусом ($256,6 \pm 7,8 \text{ см}^2/\text{г}$, $n = 43$). Показано, что УЛП *S. latifolia* не зависит от пола и возраста растений. У более низких растений УЛП выше из-за затенения в глубине травостоя. Жизненные стратегии *S. latifolia* не различаются у мужских и женских особей, но зависят от местообитания: на регулярно косимой залежи проявляется более рудеральная и менее конкурентная стратегия (C:S:R, % = 20:12:68), чем на лугу без хозяйственного использования (C:S:R, % = 30:9:61). Различия в жизненных стратегиях проявляются у *S. latifolia* только со второго года жизни.

Ключевые слова: *Silene latifolia*, удельная листовая поверхность, функциональные признаки, жизненные стратегии, половой диморфизм, возрастная изменчивость.

Удельная листовая поверхность (УЛП) – отношение площади листовой пластинки к ее массе – является одним из функциональных признаков растений, которые отражают стратегию вида в тех или иных условиях, а также определяют реакцию видов на экологические факторы, их влияние на другие трофические уровни, а также свойства экосистемы в целом (Perez-Harguindeguy et al., 2013). Функциональные признаки, в том числе УЛП, могут широко варьировать в зависимости от разных факторов, что создает необходимость их изучения у каждого отдельного вида в разных условиях (Cordlandwehr et al., 2013).

УЛП коррелирует со многими морфофизиологическими признаками, такими как относительная скорость роста, биомасса растения, интенсивность фотосинтеза и интенсивность дыхания (Poorter, Remkes, 1990; Garnier, 1992; ten Brink, Bruun, 2011;

Garnier et al., 2016). При сравнении УЛП разных видов обнаружена зависимость этого показателя от диаметра стебля (Garnier et al., 2016), биомассы листьев и биомассы стеблей растения (Delph et al., 2002). УЛП может зависеть от экологических условий: освещенности, богатства (Meziane, Shipley, 2001) и влажности почвы (Delph et al., 2011). УЛП – важная морфофизиологическая характеристика, варьирующая у разных видов в разных диапазонах, что позволяет использовать ее (вместе с массой листа в состоянии полного тургора) для определения жизненных стратегий видов по системе CSR (Pierce et al., 2017; Grime, 1974).

Объектом нашего исследования стала *Silene latifolia* Poir., 1789 (= *Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Silene alba* (Mill.) E.H.L. Krause, *Silene pratensis* (Rafn) Godr., Caryophyllaceae; не путать с *Silene latifolia* (Mill.) Britten & Rendle = *Silene vulgaris* (Moench) Garcke), вид из рода,

¹ Попова Ксения Борисовна – ассистент кафедры геоботаники биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (asaarum@mail.ru); ² Лысенков Сергей Николаевич – ст. науч. сотр. кафедры биологической эволюции биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (s_lysenkov@mail.ru); ³ Талызина Ирина Александровна – студентка кафедры биоорганической химии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (irina.talyzina@yahoo.com); ⁴ Целлариус Федор Алексеевич – студент кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (th.cellarius@yandex.ru).

ставшего модельным для эволюционных и экологических исследований (Bernasconi et al., 2009). *S. latifolia* – двудомное малолетнее поликарпичное насекомоопыляемое травянистое растение с хромосомным определением пола. Этот вид имеет широкий ареал; встречается на лугах, полянах и в светлых лесах.

Половой диморфизм УЛП у *S. latifolia* в природе мало изучен. В некоторых исследованиях УЛП мужских и женских особей не различались (Delph et al., 2002), в то время как в других УЛП мужских особей была выше (Delph et al., 2010, 2011). В этих же работах описаны генетические причины различия УЛП в зависимости от возраста.

Встречающиеся в литературе данные о связи УЛП с другими функциональными признаками (как у *S. latifolia*, так и у других видов растений) противоречивы, при этом большая часть исследований была проведена на растениях, выращенных в лабораторных условиях (Delph et al., 2002, 2005, 2010, 2011; Meziane, Shipley, 2001, Steven et al., 2007).

Для ряда функциональных признаков (высота, содержание сухого вещества в листьях и содержание азота в листьях) на 16 видах сосудистых растений показано наличие внутривидовой межпопуляционной изменчивости (Albert et al., 2010). Поскольку содержание сухого вещества в листьях, представляющее отношение сухой массы листа к массе в состоянии полного тургора, сильно коррелирует с УЛП (Garnier et al., 2016), логично предположить, что и для этого параметра существует межпопуляционная изменчивость. Однако популяции растений, распадающиеся на отдельные ценопопуляции, могут обладать и внутривидовой изменчивостью, которая связана с индивидуальной генетической неоднородностью особей, возрастной структурой, половым составом и факторами местообитаний. Поэтому в нашей работе мы уделили внимание внутривидовой изменчивости УЛП, исследуя вопрос о различиях, обусловленных полом, возрастом и экологическими условиями местообитаний, а также связь этого показателя с морфофизиологическими признаками.

Материалы и методы

Район исследования. В июле 2017 г. были исследованы две ценопопуляции *S. latifolia* в Одинцовском р-не Московской обл. на двух залежных суходольных лугах: около дер. Гигирево (далее Гигиревское поле) и между с. Луцино и дер. Ново-Шихово вблизи обсерватории Института физики атмосферы РАН (далее Обсерва-

торное поле). Расстояние между участками по прямой составляет 5,5 км. Это расстояние, не превышающее радиус полета опылителей этого вида, а также тот факт, что особи *S. latifolia* встречаются между этими локациями, позволяет нам рассматривать эти ценопопуляции как части одной популяции. На исследованном участке Гигиревского поля, находящемся на более ранней стадии сукцессии, доминировали виды злаков: *Festuca pratensis*, *Elytrigia repens*, *Phleum pratense*, а также *Geum rivale*. Высота травяно-кустарничкового яруса не превышала 0,5–0,6 м. Общее проективное покрытие варьировало от 60 до 95%. Для Обсерваторного поля характерно большее участие видов разнотравья, здесь доминируют *Silene latifolia*, *Erigeron canadensis*, *Erigeron annuus*, *Agrostis capillaris*, *Solidago virgaurea*. Высота травяно-кустарничкового яруса 1,0–1,2 м. Общее проективное покрытие варьировало от 90 до 98%.

Местообитания также отличаются характером хозяйственного использования: Гигиревское поле выкашивается, Обсерваторное поле вытаптывается при сборе земляники.

Сбор материала. В каждом местообитании выполнены геоботанические описания в четырехкратной повторности площадью 5×5 м, которые были обработаны по шкалам Г. Элленберга (Уланова, Жмылев, 2014).

Почвенные пробы отбирали в десятикратной повторности на одно местообитание на глубине 3 см и с поверхности. Почвенные образцы высушивали в сушильном шкафу при температуре 105 °С в течение 10 ч. Значение pH определяли в водной суспензии (Аринушкина, 1970) при соотношении почвы и воды 1,0:2,5. Содержание активных фосфатов определяли методом Кирсанова (Воробьева, 1998).

Растения выкапывали, определяли пол и возраст (по числу розеток, учитывая остатки листьев, и числу остатков цветоносных побегов на корневище), после чего для каждого местообитания случайным образом выбирали по 4 особи каждого возраста (1–4 года) и пола. Всего для анализа использовано 81 растение: с Гигиревского поля 38 генеративных особей (19 женские, 19 мужские), с Обсерваторного – 43 (22 женские, 21 мужская). Все отобранные растения находились на более или менее одной фенологической стадии между началом и концом цветения, что является стандартным при изучении функциональных признаков (Cordlandwehr et al., 2013).

У растений измеряли высоту самого высокого генеративного побега, число цветков, число генеративных побегов. У женских особей подсчитыва-

ли число семязачатков в самой зрелой коробочке. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом.

Для определения УЛП в сухом состоянии (отношение площади листа к массе сухого листа) и УЛП в состоянии полного тургора (отношение площади листа к массе влажного листа) выбирали один неповрежденный световой лист ниже соцветия. Листья на несколько часов помещали в кювету на влажную ткань. Листья в состоянии полного тургора взвешивали на весах «ACCULAB ATL 80d4» с точностью до 0,0001 г., сканировали и вычисляли их площадь с помощью программы ImageJ 1.46. Затем листья высушивали в сушильном шкафу «SNOL 67/350» в течение 8 ч при температуре 80 °С и взвешивали.

Статистический анализ данных проводили, используя пакет STATISTICA 8.0. Для сравнения показателей экологических факторов применяли однофакторный дисперсионный анализ. Для оценки влияния пола и возраста на УЛП использовали многофакторный дисперсионный анализ.

Выявление факторов, значимо влияющих на УЛП, проводили с помощью общей линейной модели (General Linear Model), включающей в качестве независимых как качественные (местообитание и пол), так и количественные (высота растения) переменные, а также парные взаимодействия этих факторов.

Такой показатель, как возраст, был исключен из этой модели, чтобы не перегружать ее переменными, учитывая объем выборки. Так как полная модель несущественно отличалась по информационному критерию Акаике (AIC от наилучшей, 889 и

886 соответственно), то мы приводим именно полную модель. Связь между количественными признаками анализировали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (R_s).

Для расчета жизненной стратегии видов использовали алгоритм «StrateFu» (Pierce et al., 2017). Влияние местообитания, пола и возраста на жизненные стратегии выявляли с помощью многомерного дисперсионного анализа (MANOVA), который позволяет определить совокупные различия в нескольких зависимых переменных (в нашей работе – проявления отдельных стратегий). Данные были проверены на соответствие предположениям этого метода. Наиболее сильно от них отклонялась стресс-толерантность, а конкурентность и рудеральность показывали вполне удовлетворительное соответствие (нормальное распределение остатков, независимость средних и дисперсий). Но поскольку удаление одной из зависимых переменных не влияет на значимость (так как сумма значений всех стратегий по определению равна 100%), то мы сочли применение многомерного дисперсионного анализа приемлемым.

Результаты

Экологические условия изученных местообитаний. Местообитания значимо различаются по реакции и богатству почв и не отличаются по факторам влажности и освещенности (табл. 1, табл. 2). Средние экологические показатели для Гигиревского поля ближе к оптимуму *S. latifolia* (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Анализ местообитаний по экологическим шкалам (среднее ± стандартная ошибка)

Экологический фактор	Гигиревское поле (n = 5)	Обсерваторное поле (n = 5)	Оценки для <i>Silene latifolia</i> (по Элленбергу)
<i>L</i>	7,1 ± 0,1	6,9 ± 0,0	8
<i>F</i>	4,8 ± 0,1	4,7 ± 0,1	4
<i>R*</i>	5,6 ± 0,1	5,2 ± 0,1	X
<i>N*</i>	6,1 ± 0,1	5,3 ± 0,0	7

О б о з н а ч е н и я: *L* – освещенность, *F* – влажность почвы, *R* – реакция почвы, *N* – богатство почвы минеральным азотом.

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые различия средних, $p < 0,05$.

Т а б л и ц а 2

Кислотность и богатство фосфором разных местообитаний по данным лабораторных исследований (среднее \pm стандартная ошибка)

Почвенный экологический фактор	Гигиревское поле ($n = 10$)	Обсерваторное поле ($n = 10$)
pH, пробы с поверхности*	6,41 \pm 0,14	6,09 \pm 0,05
pH, пробы с глубины 3 см*	6,43 \pm 0,15	5,95 \pm 0,09
Концентрация активных фосфатов в почве (мг/100г почвы)	41,03 \pm 2,9	35,25 \pm 6,72

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые различия средних, $p < 0,05$.

Т а б л и ц а 3

Результат построения общей линейной модели для УЛП на основании пола растения, местообитания и высоты особи

Фактор	df	F	p
Пол	1	1,21	0,27
Местообитание	1	2,15	0,15
Высота*	1	18,12	<0,001
Пол \times местообитание	1	1,73	0,19
Пол \times высота	1	1,97	0,16
Местообитание \times высота*	1	4,89	0,03

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые переменные.

Т а б л и ц а 4

Результаты многомерного дисперсионного анализа жизненных стратегий смолевки белой

Фактор	Лямбда Вилкса	F	df	p
Пол	0,98	0,79	2	0,46
Возраст	0,89	1,27	6	0,28
Местообитание*	0,62	19,93	2	<0,001
Пол \times возраст	0,89	1,26	6	0,28
Пол \times местообитание	0,97	0,85	2	0,43
Возраст \times местообитание*	0,76	3,11	6	0,007

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые факторы.

Т а б л и ц а 5

Значения массы сухих листьев, площади листьев и высоты растений в двух местообитаниях (среднее \pm стандартная ошибка)

Морфологический признак	Гигиревское поле ($n = 38$)	Обсерваторное поле ($n = 43$)
Высота побегов, см*	48,7 \pm 2,9	93,5 \pm 4,1
Площадь листьев, см ² *	3,7 \pm 0,3	7,5 \pm 0,8
Масса сухих листьев, г*	0,01 \pm 0,001	0,03 \pm 0,003

П р и м е ч а н и я: звездочкой (*) отмечены значимые различия средних, $p < 0,001$.

Почвы на Гигиревском поле характеризуются более нейтральной реакцией по сравнению с более кислыми почвами на Обсерваторном поле (табл. 2). По содержанию активных фосфатов в почве местообитания значимо не различаются (табл. 2).

УЛП сухого листа изменялась от 171,9 до 530,9 см²/г (среднее ± стандартная ошибка = 270,6 ± 7,1; n = 81). Данные однофакторного дисперсионного анализа показали, что средняя УЛП сухого листа на Гигиревском поле (286,6 ± 11,8 см²/г; n = 38) была значимо выше (F = 4,688; df = 1; p = 0,033), чем на Обсерваторном (256,6 ± 7,8 см²/г; n = 43), т.е. в более нейтральных и богатых азотом условиях растения были склонны развивать более тонкие листья. Оценки других экологических факторов (освещенность, влажность) по шкалам Г. Элленберга были также ближе к оптимальным значениям для *S. latifolia* на Гигиревском поле (табл. 1).

Согласно результатам многофакторного дисперсионного анализа объединенной выборки, УЛП не связана с полом (F = 0,029; df = 1; p = 0,866) и возрастом (F = 0,698; df = 3; p = 0,556; табл. 3). Взаимодействие таких факторов, как пол и возраст, также незначимо (F = 1,024; df = 3; p = 0,387). Аналогичный результат получен и

при анализе связи УЛП с полом и возрастом в каждом местообитании. Таким образом, эта характеристика остается постоянной для ценопопуляции в целом, но варьирует между местообитаниями.

Общая линейная модель показала, что значимо с УЛП связаны только высота растений и взаимодействие местообитания (т.е. экологических условий) с высотой растений (табл. 3). При этом наибольший эффект вызывает высота. Взаимодействие таких факторов, как высота и местообитание, проявляется в том, что на Гигиревском поле УЛП сильнее убывает с увеличением высоты растений, чем на Обсерваторном поле (рис. 1).

Высота особей *S. latifolia* (табл. 5) значимо различалась между местообитаниями (F = 75,622; df = 1; p < 0,001). У более низких особей на Гигиревском поле при относительно высокой УЛП развиваются листья с такой же площадью, как и у высоких особей и даже с возможной тенденцией к увеличению (R_s = -0,22; p = 0,18). При этом на Обсерваторном поле наблюдалась большая площадь листа у более высоких особей (R_s = 0,63; p < 0,001).

Таким образом, на Гигиревском поле сильнее проявляется тенденция к тому, что более низкие растения производят более тонкие листья с относительно большей площадью, что позволяет компенсировать недостаток фотосинтетической

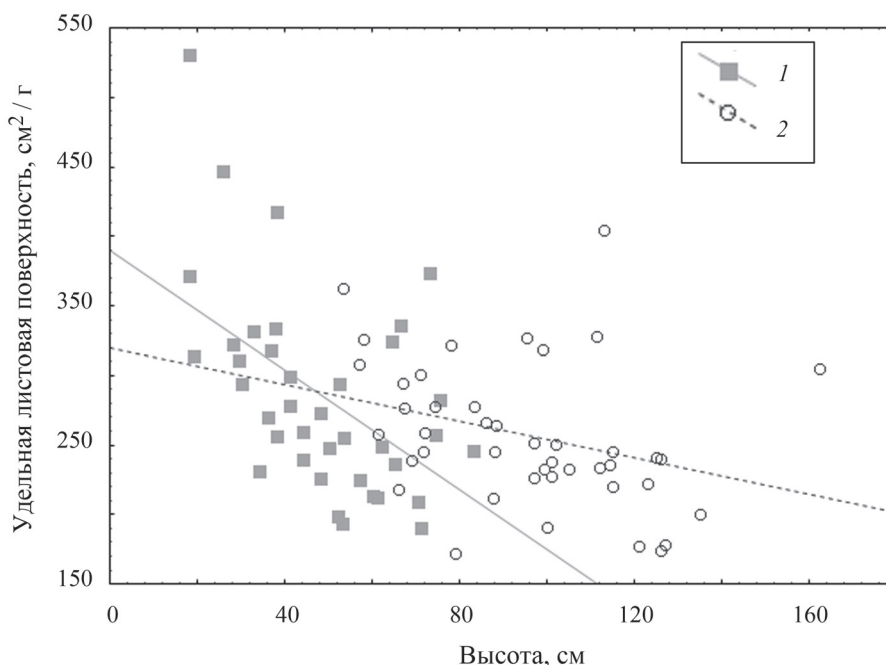


Рис. 1. Связь сухой УЛП с высотой в разных местообитаниях:
 1 – ГП УЛП = 390,0734 – (2,1477 × высота); 2 – ОП УЛП = 319,2498 – (0,6571 × высота)
 (ГП – Гигиревское поле, ОП – Обсерваторное поле)

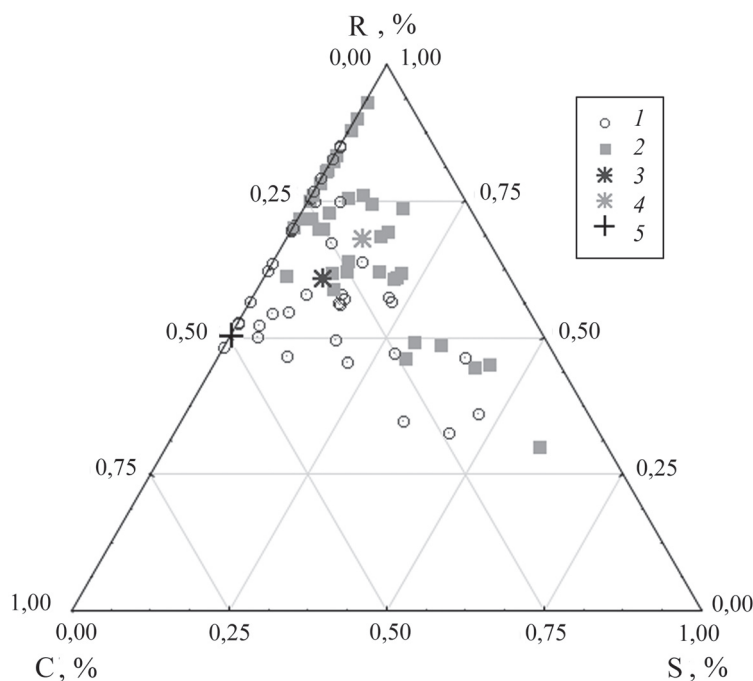


Рис. 2. Жизненные стратегии *S. latifolia* в двух местообитаниях: 1 – ОП (Обсерваторное поле), 2 – ГП (Гигиревское поле), 3 – центроид ОП, 4 – центроид ГП, 5 – оценка по Pierce et al. (2017)

активности из-за затененности для такого светолюбивого вида, как *S. latifolia*.

Корреляция между УЛП и такими генеративными признаками, как фертильность пыльцы ($R_s = -0,05$; $p = 0,74$) и число семязачатков ($R_s = -0,03$; $p = 0,91$), не обнаружена. Корреляция с числом цветков на один генеративный побег слабоотрицательна и значима ($R_s = -0,24$; $p = 0,03$).

Жизненные стратегии. Жизненная стратегия *S. latifolia* по системе CSR (рис. 2) – рудеральная/конкурентно-рудеральная (R/CR), процентное соотношение проявления каждой стратегии (C:S:R) составило в среднем 25:10:64. Многомерный дисперсионный анализ показал (табл. 4), что жизненные стратегии *S. latifolia* значительно различаются в двух ценопопуляциях: процентное соотношение C:S:R на Гигиревском поле составило 20:12:68, на Обсерваторном – 30:9:61. На Обсерваторном поле у *S. latifolia* значительно более конкурентная и менее рудеральная стратегия. Эти различия начинают проявляться только с двухлетнего возраста (значимы взаимодействие факторов, местообитание и возраст) (рис. 3).

Обсуждение

УЛП связана с площадью листовой пластинки как математически (площадь листа непосредственно используется при расчете УЛП),

так и анатомически. При увеличении площади листовой пластинки растению необходимо увеличивать толщину и плотность листьев для сохранения прочности. Эта закономерность была неоднократно показана на разных видах растений (Ахметжанова и др., 2011; Pickup et al., 2005). Таким образом, различия в УЛП между двумя местообитаниями можно объяснить различиями в размерах листьев. Проверка этой гипотезы показала, что в обоих местообитаниях площадь листьев не коррелировала с УЛП: на Гигиревском поле $R_s = 0,13$ ($n = 38$, $p = 0,42$), на Обсерваторном – $R_s = -0,10$ ($n = 43$, $p = 0,52$). Вероятно, находясь в глубине травостоя, особи *S. latifolia* не испытывают сильного механического стресса, а различия в УЛП определяются не только площадью листа.

Влияние экологических факторов на изменчивость УЛП. Экологические факторы существенно влияют на УЛП у разных видов растений. Один из них – освещенность, поскольку от нее зависит баланс скорости фотосинтеза и дыхания (оба процесса усиливаются при большем количестве света) (Garnier et al., 2016). Связь между УЛП и освещенностью может быть как положительной, так и отрицательной. Положительная связь была показана для теневыносливых вечнозеленых растений (Valladares, Niinemets, 2008), отрицательная – для летнезе-

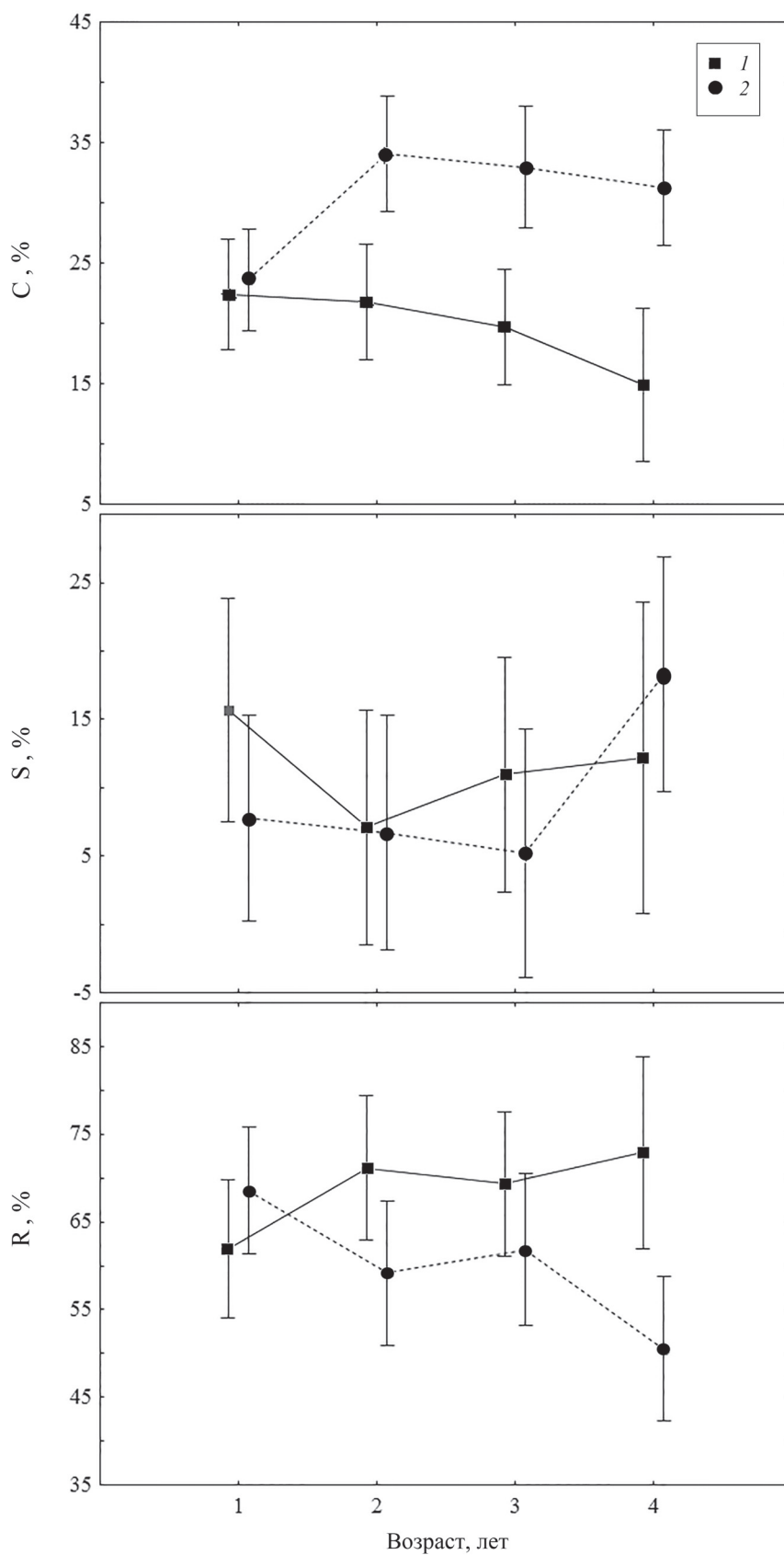


Рис. 3. Зависимость жизненных стратегий *S. latifolia* от возраста: 1 – Гигиревское поле, 2 – Обсерваторное поле (С – конкурентная стратегия, S – стресс-толерантная стратегия, R – рудеральная стратегия)

ленных и летне-зимнезеленых травянистых растений, причем как теневыносливых, так и светолюбивых (Poorter, Remkes, 1990; ten Brink, Bruun, 2011). Увеличение УЛП при недостатке света считается адаптацией, связанной с конкуренцией за свет, поскольку в таких условиях более выгодной оказывается стратегия быстрого развития короткоживущих тонких листьев.

Согласно оценкам по экологическим шкалам, изученные нами местообитания значительно не различаются по степени освещенности, хотя и имеют различия в высоте и общем проективном покрытии, что может влиять на степень затенения отдельных побегов в глубине травостоя. Высота особей *S. latifolia* также различается в двух местообитаниях и определяется высотой травостоя в каждом из них. Выявленная отрицательная корреляция между высотой растений и УЛП, проявляющаяся как на обобщенной выборке, так и в отдельных ценопопуляциях, может быть реакцией на недостаток инсоляции: более низкие растения сильнее страдают от затенения в глубине травостоя и для компенсации увеличивают УЛП, чтобы повысить эффективность фотосинтеза. Согласно гипотезе «функционального равновесия» (Poorter et al., 2011), растения смещают аллокацию в сторону наиболее лимитирующего фактора, т.е. увеличивают биомассу подземных органов, если они лимитированы почвенными факторами, и надземных органов, если они лимитированы факторами надземной среды.

В эксперименте с 22 видами травянистых светолюбивых растений было показано (Meziane, Shipley, 2001), что на бедном азотом субстрате различия в УЛП, связанные с разной степенью освещенности, могут не проявляться. В нашей работе в условиях более бедных почв Обсерваторного поля зависимость УЛП от высоты растения проявляется слабее, что выражается в более пологой линии регрессии (рис. 1).

В условиях недостатка минерального азота растения продуцируют более толстые и долгоживущие листья, смещая аллокацию к подземным органам (Garnier et al., 2016; Lambers et al., 2008). Подобная закономерность наблюдается и в нашей работе: УЛП выше на более богатом азотом Гигиревском поле. Учет дополнительного признака, а именно высоты растений (табл. 3), делает эти различия незначимыми, так как изменчивость УЛП между местообитаниями объясняется различиями в высоте растений.

В обоих изученных нами местообитаниях почвы по влажности не различаются (табл. 1), что не

позволило нам проверить действие этого фактора в природе.

Связь УЛП с полом растения. На основании ранее полученных данных можно утверждать, что различия УЛП у женских и мужских особей *S. latifolia* широко варьируют и редко бывают значимы (Delph et al., 2002, 2005). В ряде экспериментов (Delph et al., 2010, 2011) УЛП у мужских особей была выше, чем у женских. Указанный автор объясняет это тем, что при производстве более тонких листьев мужские особи смещают аллокацию в генеративные органы, что позволяет произвести больше цветков и пыльцы. Однако это возможно только в условиях хорошего обеспечения водой, а в засушливых условиях отбор у мужских особей увеличивает толщину листьев и уменьшает УЛП. Женские растения с пониженной УЛП выживают хуже, чем со средней и выше среднего УЛП (Delph et al., 2011). Изученные нами местообитания не различались по влажности, между полами также не проявились различия в УЛП.

Связь УЛП с другими генеративными признаками. В обоих местообитаниях не наблюдалось связи УЛП ни с фертильностью пыльцы, ни с числом семязачатков. Однако число цветков на один генеративный побег отрицательно коррелирует с УЛП. Анализ этой связи у особей разного пола из разных местообитаний не выявил какой-либо общей закономерности: на Гигиревском поле значима корреляция только у женских особей, а на Обсерваторном – только у мужских.

Наши результаты противоречат известным из литературы данным (Delph et al., 2011; Steven et al., 2007) о положительной корреляции числа цветков и УЛП. В лабораторных условиях было установлено, что у *S. latifolia* связь между числом цветков и параметрами листа, такими как масса, длина (Steven et al., 2007) и УЛП (Delph et al., 2011), обусловлена генетически и сильнее проявляется у мужских растений. При искусственном отборе растений с большим числом мелких цветков как у мужских, так и у женских особей листья становятся тоньше с увеличением числа цветков (Delph et al., 2005), что согласуется с генетической положительной корреляцией между УЛП и числом цветков. Противоречие наших результатов данным о генетически обусловленной связи между УЛП и числом цветком может быть вызвано двумя причинами. Во-первых, наследование признаков зависит от состава генофонда конкретной популяции: генетически обусловленная связь может проявляться в одних

популяциях, но не проявляться в других (Ли, 1978). Во-вторых, в полевых условиях на растения влияет множество факторов, учесть которые в полном объеме практически невозможно, что может маскировать проявление отдельных закономерностей.

Жизненные стратегии. Средняя жизненная стратегия в изученной популяции (R/CR) соответствовала таковой, приведенной в статье (Pierce et al., 2017), рассчитанной на основе данных из международной базы TRY. Однако при более детальном анализе процентного соотношения проявления каждой стратегии обращает на себя внимание тот факт, что оценка из цитируемой статьи (C:S:R = 31:0:69) находится на краю области изменчивости жизненных стратегий изученной нами популяции, отличаясь прежде всего нулевой стресс-толерантностью. В работе (Pierce et al., 2017) рассчитаны средние значения жизненных стратегий для 3068 видов на основе функциональных признаков из международных баз данных. Сильные различия по стресс-толерантности между изученной нами популяцией и оценкой в указанной выше работе позволяет заключить, что их результаты ценны для глобальных сравнений, однако использовать полученные ими значения стратегий как универсальные характеристики видов нельзя. Кроме того, из данных статьи и сопроводительных материалов к ней остается непонятным, из каких именно популяций взят материал для расчетов и каков объем выборки для конкретного вида при том, что этот показатель сильно варьирует (3–349, в среднем 10–15). Таким образом, при анализе отдельных популяций не стоит полагаться на усредненные оценки.

Исследованная популяция неоднородна и с точки зрения жизненных стратегий. *S. latifolia* на Гигиревском поле проявляет более рудеральную и менее конкурентную стратегию, чем на Обсерваторном. Согласно теории Грайма (Grime et al., 1974), конкурентная и рудеральная стратегии проявляются в условиях низкого стресса, и различия между ними обусловлены степенью нарушений. Таким образом, обе ценопопуляции живут в условиях низкого стресса, что согласуется с полученными оценками экологических факторов. Большая рудеральность ценопопуляции Гигиревского поля связана, вероятно, с регулярными нарушениями, т.е. с ежегодным кошением.

Интересно отметить, что жизненные стратегии в двух исследованных ценопопуляциях зависят от

возраста: описанные в предыдущем абзаце различия наблюдаются только начиная со второго года жизни, в то время как особи первого года жизни проявляют одинаковые стратегии (рис. 3). Эта закономерность может иметь два объяснения. Во-первых, это может быть результатом избирательной гибели после первого года жизни тех особей, чьи стратегии менее соответствуют местообитанию. Следует подчеркнуть, что эта элиминация не обязательно должна приводить к адаптивному изменению генетического состава популяции под действием отбора, если изменчивость УЛП в данных ценопопуляциях не имеет существенной генетической компоненты. Во-вторых, она может быть примером адаптивной изменчивости в пределах нормы реакции, являющейся ответом на условия среды, с которыми растения сталкиваются в первый год жизни. Возможность изменения стратегий с возрастом была показана на 27 видах растений: в открытом местообитании (злаковый луг) молодые особи проявляли более рудеральную стратегию, чем взрослые (Dayrell et al., 2018). На основании наших данных невозможно сделать выбор между двумя гипотезами, так как для этого необходимо отследить индивидуальные треки развития отдельных особей.

Заключение

В исследованной естественной популяции *S. latifolia* проявляется ряд закономерностей, показанных ранее в лабораторных экспериментах. Так, например, УЛП увеличивается при затенении. Эта закономерность проявляется слабее на бедных азотом почвах.

УЛП не зависит от пола и возраста особей *S. latifolia*. Но определенные на основе функциональных признаков жизненные стратегии различаются в зависимости от местообитания. Различия в жизненных стратегиях, связанные с реакцией на экологические условия местообитаний, проявляются у *S. latifolia* только со второго года жизни.

Функциональные признаки растений, такие как высота, УЛП сухая и в состоянии полного тургора, площадь листа, могут сильно варьировать между популяциями и ценопопуляциями из-за различий в условиях и генофонде.

Авторы благодарят студентов Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова Г.А. Абушинову, А.Г. Арфаняна, А.А. Асоскова, Н.М. Гончарова, А.А. Заботкину, К.А. Колесникова, Е.О. Кузьмину, А.А. Лыс, Я.Ю. Потарского, А.В. Слущева за помощь в сборе материала, Д.М. Дорохина за помощь в отборе почвенных образцов, Л.П. Воронину (факультет почвоведения

Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова) за помощь в химических анализах почвы, Т.Г. Елумееву (биологический

факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова) за разносторонние консультации.

Исследования выполнены в рамках государственных заданий МГУ имени М.В. Ломоносова № АААА-А16-116021660037-7 по теме «Механизмы структурно-функциональной организации растительного покрова и рациональное природопользование» (К.Б. Попова) и № АААА-А16-116021660031-5 по теме «Анализ закономерностей микро- и макроэволюции» (С.Н. Лысенков).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Аринишккина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1970. 488 с. [Arinushkina E.V. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv. M., 1970. 488 s.]
- Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Эльканова М.Х., Стогова А.В., Текеев Д.К. Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания // Журнал общей биологии. 2011. Т. 72. № 5. С. 388–400 [Akhmetzhanova A.A., Onipchenko V.G., El'kanova M.Kh., Stogova A.V., Tekeev D.K. Izmenenie ekologo-morfologicheskikh parametrov list'ev al'piiskikh rastenii pri vnosenii elementov mineral'nogo pitaniya // Zhurnal obshchei biologii. 2011. T. 72. № 5. S. 388–400].
- Воробьева Л.А. Химический анализ почв. М., 1998. 272 с. [Vorob'eva L.A. Khimicheskii analiz pochv. M., 1998. 272 s.]
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М., 1978. 557 с. [Li Ch. An Introduction to Population Genetics. Peking, 1978. 557 p.]
- Уланова Н.Г., Жмылев П.Ю. Эколого-ценотический анализ растительных сообществ: Учебное пособие. М., 2014. 80 с. [Ulanova N.G., Zhmylev P.Yu. Ekologo-tsenoticheskii analiz rastitel'nykh soobshchestv: Uchebnoe posobie. M., 2014. 80 s.]
- Albert C.H., Thuiller W., Yoccoz N.G., Soudant A., Boucher F., Saccone P., Lavorel S. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation // J. Ecology. 2010. Vol. 98. Is. 3. P. 604–613.
- Bernasconi G., Antonovics J., Biere A., Charlesworth D., Delph L., Filatov D., Giraud T., Hood M., Marais G., McCauley D., Pannell J., Shykoff J., Vyskot B., Wolfe L.M., Widmer A. *Silene* as a model system in ecology and evolution // Heredity. 2009. Vol. 103. N 1. P. 5–14.
- ten Brink D.-J., Bruun H.H. Seedling stage strategies as a means of habitat specialization in herbaceous plants // PLoS ONE. 2011. Vol. 6. N 7. e23006.
- Dayrell R., Arruda A., Pierce S., Negreiros D., Lambers H., Silveira F. Ontogenetic shifts in plant ecological strategies // Functional Ecology. 2018. Vol. 0. Is. 0. P. 1–12.
- Delph L.F., Andicoechea J., Steven J.C., Herlihy C.R., Scarpino S.V., Bell D.L. Environment-dependent intralocus sexual conflict in a dioecious plant // New Phytologist. 2011. Vol. 192. Is. 2. P. 542–552.
- Delph L.F., Arntz A.M., Scotti Saintagne C., Scotti I. The genomic architecture of sexual dimorphism in the dioecious plant *Silene latifolia* // Evolution. 2010. Vol. 64. Is. 10. P. 2873–2886.
- Delph L.F., Gehring J.L., Arntz A.M., Levri M., Frey F.M. Genetic correlations with floral display lead to sexual dimorphism in the cost of reproduction // The American Naturalist. 2005. Vol. 166. N S4. P. S31–S41.
- Delph L.F., Knapczyk F.N., Taylor D.R. Among-population variation and correlations in sexually dimorphic traits of *Silene latifolia* // J. Evol. Biol. 2002. Vol. 15. Is. 6. P. 1011–1020.
- Garnier E. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species // J. Ecol. 1992. Vol. 80. N 4. P. 665–675.
- Garnier E., Navas M.L., Grigulis K. Plant Functional Diversity. Organism Traits, Community Structure and Ecosystem Properties. Oxford, 2016. 231 p.
- Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // Nature. 1974. Vol. 250. N 5461. P. 26–31.
- Lambers H., Chapin III F.S., Pons T.L. Plant Physiological Ecology. N.Y., 2008. 610 p.
- Meziane D., Shipley B. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of Irradiance and Nutrient Supply // Annals of Botany. 2001. Vol. 88. Is. 5. P. 915–927.
- Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W., Craine J., Gurvich D., Urcelay C., Veneklaas E., Reich P., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Cornelissen J. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2013. Vol. 61. N 3. P. 167–234.
- Pickup M., Westoby M., Basden A. Dry mass costs of deploying leaf area in relation to leaf size // Func. Ecol. 2005. Vol. 19. N 1. P. 88–97.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B., Kattge J., Diaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S. J., Soudzilovskaia N., Onipchenko V., Bodegom P., Frenette D.C., Weiher E., Pinho B., Cornelissen J., Grime P.J., Thompson K., Hunt R., Wilson P., Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // Functional Ecology. 2017. Vol. 35. Is. 10. P. 444–457.
- Poorter H., Remkes C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate // Oecologia. 1990. Vol. 83. Is. 4. P. 553–559.
- Roderick M.L., Berry S.L., Noble I.R., Farquhar G.D. A theoretical approach to linking the composition and morphology with the function of leaves // Functional Ecology. 1999. Vol. 13. Iss. 5. P. 683–695.
- Steven J. C., Delph L. F., Brodie E. D. Sexual dimorphism in

the quantitative genetic architecture of floral, leaf, and allocation traits in *Silene latifolia* // Evolution. 2007. Vol. 61. Is. 1. P. 42–57.

Valladares F., Niinemets U. Shade tolerance, A key plant feature of complex nature and consequence // Annual Review of Ecology and Systematics. 2008. Vol. 39. P. 237–257.

Поступила в редакцию / Received 30.11.2018
Принята к публикации / Accepted 07.04.2019

**INTRASPECIFIC VARIABILITY OF SPECIFIC LEAF AREA
AND ECOLOGICAL STRATEGIES IN *SILENE LATIFOLIA* POIR.
(CARYOPHYLLACEAE)**

K.B. Popova¹, S.N. Lysenkov², I.A. Talyzina³, F.A. Cellarius⁴

Plant functional traits, including specific leaf area (SLA), and life strategies vary widely due to plant reaction on environmental factors and variation in other morphological and physiological traits. SLA and life strategies intrapopulation variation due to age, sex and habitat conditions was studied in dioecious perennial species *Silene latifolia*. SLA in *Silene latifolia* is significantly bigger in conditions with richer soils and lower herb layer ($286,6 \pm 11,8 \text{ cm}^2/\text{g}$, $n = 38$), then in poorer and acid soils with higher herb layer ($256,6 \pm 7,8 \text{ cm}^2/\text{g}$, $n = 43$). SLA in *Silene latifolia* does not depend on plant sex and age. SLA is higher in lower individuals due to shadowing in the herb layer. Life strategies in *Silene latifolia* do not differ in male and female individuals, but depend on the habitat. *Silene latifolia* is more ruderal and less competitive on regularly mowed field (C:S:R (%) = 20:12:68), then on the field without use (C:S:R (%) = 30:9:61). The life strategy in *Silene latifolia* fits to the ecological conditions only from the second year of life.

Key words: *Silene latifolia*, specific leaf area, functional traits, life strategies, sexual dimorphism, age variation.

Acknowledgement. The work was supported by the governmental contracts of MSU No AAAA-A16-116021660037-7 “The mechanisms of structural and functional organization of the vegetative cover and environmental management” (K.B. Popova) and No AAAA-A16-116021660031-5 “Analysis of micro- and macroevolution patterns”.

¹ Popova Ksenia Borisovna, Lomonosov Moscow State University (asarum@mail.ru);

² Lysenkov Sergey Nikolaevich, Lomonosov Moscow State University (s_lysenkov@mail.ru);

³ Talyzina Irina Aleksandrovna, Lomonosov Moscow State University (irina.talyzina@yahoo.com);

⁴ Cellarius Fedor Alekseyevich, Lomonosov Moscow State University (th.cellarius@yandex.ru).