

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ЛАПЧАТКИ ГУСИНОЙ (*POTENTILLA ANSERINA* L.) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Углубленные исследования онтогенеза растений, особенно видов луговых трав, проведенные в Московской, Псковской, Костромской, Рязанской областях показали, что существуют различные варианты онтогенеза одного и того же вида в одной или разных ценопопуляциях¹. Это явление было описано для тимофеевки луговой², подмаренника русского³, подорожника большого⁴, календулы лекарственной, мятлика однолетнего, валерианы лекарственной⁵ и других растений и названо поливариантностью онтогенеза.

Накопление большого количества материала показало, что поливариантность чрезвычайно широко распространена в растительном мире и представляет адаптационный механизм, который определяет устойчивость как отдельных особей, так и всей популяции в целом.

Поливариантность онтогенеза проявляется в виде двух надтипов: морфологическая и динамическая.

Морфологическая поливариантность развития в широком смысле включает изменчивость морфологических структур вегетативных и генеративных органов растений на том или ином этапе онтогенеза, появление новых, не свойственных данному виду способов размножения и воспроизведения, вариабельность биометрических показателей различных онтогенетических состояний. Делится на три типа: а) размерную, б) морфологическую, в) поливариантность размножения и воспроизведения.

Ко второму надтипу - динамической поливариантности относятся два типа: г) ритмологическая, д) поливариантность темпов развития или временная⁶.

Ритмологическая поливариантность проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей в одной ценопопуляции (ЦП), что определяет разновременность цветения и развития листовой поверхности⁷. Это служит стабилизирующим фактором для сохранения ЦП при неблагоприятных экологических воздействиях, определяет регулярность пополнения запасов семян.

Временная поливариантность выражается как в различной скорости индивидуального развития элементов ЦП (особей, партикул) на разных этапах онтогенеза, так и в своеобразии перехода каждого элемента от одного этапа к следующему. Описаны пять классов временной поливариантности⁸: ускоренное развитие, нормальное развитие, замедленное развитие, переход в состояние вторичного покоя, возврат в более молодые возрастные состояния.

Возможность различных сочетаний пяти форм временной поливариантности создает теоретическую предпосылку для существования множества путей индивидуального развития растений в пределах одной ЦП⁹.

Материал и методы исследования

Для изучения поливариантности жизненного цикла была выбрана лапчатка гусиная. Данные по ее онтогенезу не встречены.

Potentilla anserina - малолетнее, легнезеленое, моноподиально-розеточное, вегетативно-подвижное растение, являющееся эксплерентом, интересное резко выраженной специализацией побегов по выполняемым функциям и своеобразными приспособлениями к вегетативному размножению и разрастанию (столонами, корневыми отпрысками).

Анализ геоботанических описаний показал, что лапчатка гусиная достаточно широко встречается на территории Западной Сибири в различных эколого-фитоценологических условиях и зачастую выступает в фитоценозах в роли доминанта или содоминанта. Данный вид имеет широкую экологическую амплитуду по отношению к степени увлажнения субстрата: от переувлажненных пойменных лугов до остепненных фитоценозов с недостаточным увлажнением.

Сбор материала проводили в 1993-1995 годах в Нижнетавдинском и Яковском районах Тюменской области в типичных лесных сообществах, на суходолах, пойменных лугах пастбищного и сенокосного режима. Выкопанные растения спиртовали, гербаризовали для дальнейшего изучения особенностей строения корневой и побеговой системы. Морфологический анализ производили под стереоскопическим микроскопом МБС-10. Побеговую систему описывали по методике школы И.Г.Серебрякова¹⁰. Возрастные периоды и состояния выделяли согласно периодизации онтогенеза растений, предложенной Т.А.Работновым и дополненной А.А.Урановым (табл. 1).

Для выявления закономерностей изменения вегетативных и генеративных органов в ходе онтогенеза у изучаемого вида производили

25-кратные измерения по 30 выбранным параметрам, отражающим структуру растения в разных возрастных состояниях: длина и ширина листовой пластинки, число крупных сегментов листа и зубцов на одном сегменте листа, число розеточных листьев, длина и диаметр главного корня, число и длина столонов, количество междоузлий в них и др.

Таблица 1

Возрастные периоды и состояния у семенных растений

Период	Возрастное состояние	Индексы
I. Латентный	1. Семена	sm
II. Прегенеративный	2. Проросток (всход)	pl
	3. Ювенильное	j
	4. Иматурное	im
	5. Виргинильное	v
III. Генеративный	6. Молодое	g1
	7. Средневозрастное (зрелое)	g2
	8. Старое	g3
IV. Постгенеративный	9. Субсенильное	ss
	10. Сенильное	s
	11. Отмирающее	sc

Результаты и их обсуждение

При сборе материала и анализе динамики биометрических показателей вегетативной и генеративной сферы среди особей лапчатки гусиной выделили три экотипа по отношению к фактору влаги: гигрофильный, мезофильный и ксерофильный.

Приняв за эталон онтогенез мезофильного экотипа, попытались выявить отличительные особенности развития особей семенного происхождения лапчатки гусиной при недостатке и избытке влаги.

Мезофильный экотип

Проросток имеет 2 семядоли, 2 ювенильных листа - пятизубчатый и тройчаторассеченный, один непарноперывистоперисторассеченный лист, который в дальнейшем называем взрослым, и стержневую корневую систему.

При переходе к ювенильному возрастному состоянию семядоли отмирают. В это время для особей *P.anserina* характерно наличие 2-х ювенильных листьев, 1-2 взрослых - с малым числом сегментов. Длина листовой пластинки равна длине черешка. Корневая система становится смешанного типа: наряду с активно функционирующим главным

корнем формируется 1-2 придаточных.

В имматурном возрастном состоянии моноподиально-розеточные растения лапчатки гусиной утрачивают ювенильные листья и имеют в среднем по 3 взрослых, почти вдвое увеличившихся в размерах. Их средняя длина достигает 50,92 мм, при этом длина листовой пластинки в 1,5 раза превышает черешок за счет увеличения числа сегментов.

В виргинильном возрастном состоянии продолжается формирование скелетного моноподиально-розеточного побега, имеющего 3-4 взрослых листа. Лист достигает максимальной длины - 94,52 мм, при соотношении длины листовой пластинки и черешка 2:1. Главный корень почти не увеличивается в размерах.

Отличительная особенность генеративного периода - формирование столонов - стелющихся побегов, являющихся видоизмененными соцветиями. Они выполняют роль не только семенного, но и вегетативного размножения и разрастания, благодаря чему лапчатка гусиная быстро захватывает новые территории.

По нашим данным, столоны особей мезофильного экотипа выполняют генеративно-вегетативную функцию.

При переходе к молодому генеративному состоянию вегетативная сфера не меняется, но развивается 1-2 столона с дочерними розетками, в которых с цветком только первая из 3-4. Поэтому семенная продуктивность невелика - 14 плодиков - орешков на цветок, 50-70 семян на особь. Средняя длина столонов 260 мм. В дочерних розетках по 1-2 листа, корневая система вторично-стержневая. Развитие придаточных корней в узлах столона ускоряется по мере удаления от материнской розетки.

У средневозрастных генеративных растений число розеточных листьев и их длина не изменяется, но увеличивается длина листовой пластинки за счет числа крупных сегментов. К этому моменту ее отношение к длине черешка становится 4:1. Главный корень начинает разрушаться. Три-четыре столона, каждый из которых до 526 мм, состоят из 5 междоузлий. В узлах развивается по 2-3 листа, в первых трех формируются цветки. Соответственно повышается семенная продуктивность (от 50 до 100 плодиков на особь) и возрастает число жизнеспособных дочерних розеток до 3-4. Ближе к осени образуются столоны, выполняющие генеративную функцию. Они короткие, необлиственные, состоят из 1-2 узлов с цветками. У старых генеративных растений процессы разрушения начинают преобладать над процессами новообразования. Почти вдвое уменьшается длина листа. Изменяется соотношение длины листовой пластинки и черешка - 3:1. Отмирает главный корень. Форми-

руется 1-2 столона длиной не более 250 мм. Жизнеспособных дочерних розеток не более одной, либо они вообще отсутствуют. Цветки образуются редко, поэтому семенная продуктивность снижается до 12-30 плодиков на особь.

Растений лапчатки гусиной, доживающих до постгенеративного периода немного, поэтому выделять возрастные состояния не представляется возможным. Те же особи, что проходят через последний период онтогенеза, приобретают черты инфантильности. Листья неправильно рассечены, их длина уменьшается до 50 мм. Все придаточные корни подвержены разрушению.

Ксерофильный экотип

В ЦП лапчатки гусиной ксерофильного экотипа не обнаружили проростки и ювенильные растения, что свидетельствует о быстром прохождении этих возрастных состояний.

Развитие вегетативной сферы достигает максимума к средневозрастному генеративному состоянию (табл. 2). Параметры, характеризующие лист, почти не отличаются от таковых у мезофильного экотипа за исключением числа розеточных листьев. Их насчитывается во всех возрастных состояниях на 1-2 больше, при максимуме 5,73. Листья всех особей сильно опушены с обеих сторон, волоски покрывают даже черешок. Анализ развития корневой системы показал, что у большинства особей она по-прежнему остается смешанного типа при наличии 1-2 придаточных корней, но возрастает доля стержнекорневых растений. Главный корень четко выражен на протяжении всего онтогенеза. К средневозрастному генеративному состоянию он достигает 155,68 мм. Это в 4 раза длиннее, чем у особей мезофильного экотипа, так как связано с недостаточным увлажнением.

Признаки, характеризующие генеративную сферу, так же, как и у мезофильного экотипа чрезвычайно переменны, что говорит о различной жизнеспособности особей приступающих к цветению и плодоношению. Число формирующихся столонов не изменяется, но существенно уменьшается их длина. Так, в средневозрастном генеративном состоянии столоны короче на одну треть. Их средняя длина 236,28 мм. Это происходит за счет уменьшения длины междоузлий, реже - их числа. Поэтому у особей ксерофильного экотипа большая часть столонов прямостоячие, если же полегающие, то с пониженной способностью корнеобразования у дочерних розеток. Вторично-стержневые корни закладываются и находятся на стадии меристоматических бугорков, так как

для дальнейшего развития им не хватает влаги. Способность корневых зачатков к задержке в развитии есть результат длительного приспособления растений к периодически изменяющимся условиям среды¹¹. Только при увеличении влажности почвы покоящийся корневой зачаток может развиваться в функционирующий придаточный корень. Из-за сухости субстрата число жизнеспособных дочерних розеток минимально - 1-2 на особь, а у растений, находящихся в старом генеративном состоянии они вообще отсутствуют. Поэтому столоны выполняют в основном функцию семенного размножения. И хотя число цветков не увеличивается, но вдвое возрастает семенная продуктивность, достигая 32,18 семян на цветок, более 150 семян на особь. Большинство растений лапчатки гусяной ксерофильного экотипа, так же, как и мезофильного, заканчивают полный онтогенез за 3-4 года в старом генеративном состоянии, и лишь немногие переходят в постгенеративный период.

Гигрофильный экотип

ЦП лапчатки гусяной гигрофильного экотипа образуют почти сплошные заросли в длительно затопляемых поймах рек и озер с небольшим участием представителей родов череда, ситник, двуклосточник. Начало онтогенеза *P.anserina* в подобных местообитаниях приходится на конец весеннего паводка - июнь, первую половину июля. Развитие идет ускоренно, о чем свидетельствует быстрый переход из одного возрастного состояния в другое: в течение месяца отмирают семядоли и ювенильные листья. Первый сезон вегетации лапчатка гусяная заканчивает не в имматурном, как у особей мезофильного экотипа, а в виргинильном возрастном состоянии. Происходит ускорение темпов развития за счет уменьшения продолжительности прегенеративного периода. На следующий год, там где уровень воды в пойме держится недолго (меньше месяца), верхушечная меристема не отмирает и лапчатка гусяная переходит в генеративный период.

К средневозрастному генеративному состоянию особи гигрофильного экотипа достигают максимума в развитии, также как и мезофильные растения, но параметры, характеризующие лист имеют большие размеры. Лист становится на 1/3 длиннее и шире. Это происходит за счет увеличения длины и ширины крупных сементов, хотя степень расчленения листовой пластинки не изменяется (табл. 2). Число розеточных листьев во всех возрастных состояниях на 1-2 увеличивается, достигая максимума у зрелых генеративных - 5. Листья ярко-зеленого цвета, так как опушение отсутствует. Лишь на нижней стороне встречаются еди-

ничные волоски.

Анализ развития корневой системы показал, что главный корень выражен не четко. Он теряется среди 3-4 придаточных, которые образуются почти одновременно с ним и имеют длину 83,5 мм. Кроме того, главный корень отмирает очень рано и средневозрастные особи его не имеют, их корневая система придаточного типа. Среди параметров генеративной сферы наиболее показательно увеличение длины столонов. У средневозрастных генеративных особей, по сравнению с мезофильным экотипом, длина столона увеличивается в 1,5 раза (табл. 3). Это объясняется тем, что очень сильно вытягиваются междоузлия. Дочерние розетки значительно удалены от материнской и друг от друга. Столоны стелются, плотно прижимаясь к земле, в их узлах формируется от 1 до 3 придаточных корней. Число жизнеспособных розеток на зрелое генеративное растение в среднем 10, но с цветками из них - только 2, что вдвое меньше, чем у особей мезофильного экотипа; семенная продуктивность - 26,18 семян на цветок, около 50 семян на особь. Исходя из этого, столоны выполняют, в основном, функцию вегетативного размножения.

У гигрофильного экотипа лапчатки гусяной происходит сокращение полного онтогенеза, заканчивающегося в средневозрастном генеративном состоянии. Его продолжительность 2-3 года.

Если затопление поймы длительное (больше месяца), то верхушечная меристема растений *P.anserina* отмирает, и возобновление надземной вегетативной сферы происходит за счет корневых отпрысков, которые образуются из очагов меристем в паренхиме утолщенных корней. Мясистые корни лапчатки гусяной накапливают большое количество крахмала, за что их порой называют корнеклубнями¹². Как правило, формируется не один, а несколько (до 5) корневых отпрысков, омоложенных по сравнению с материнской розеткой на 1-2 возрастных состояния, что является закономерностью только для особей гигрофильного экотипа.

Заключение

Обобщая сказанное, мы отметили основные пути адаптации лапчатки гусяной по отношению к степени увлажнения субстрата.

1. Изменяется мощность и размеры растений (размерная поливариантность). При переизбытке влаги увеличивается число розеточных листьев и их длина, уменьшается степень опушения. При недостатке влаги увеличивается число листьев и их опушение, но размеры не изменяются. Зато увеличивается длина и степень ветвления корней, особен-

Средние показатели вегетативной сферы
средневозрастных генеративных растений трех экотипов лапчатки гусиной
(А - мезофильного, Б - ксерофильного, В - гигрофильного)

Параметры Х-члн.	Число розеточных листьев шт.	Длина листа мм	Длина лиственной пластинки мм	Ширина лиственной пластинки мм	Длина черешка листа мм	Число круглых сегментов шт.	Длина главного корня мм	Диаметр главного корня, мм	Порядок ветвления главного корня шт.	Число придаточ- ных корней шт.
Экотипы										
А	38,88±0,17	94,04±4,70	74,40±3,51	36,32±1,42	19,64±1,19	16,92±0,36	38,84±3,69	2,12±0,15	1,46±0,18	3,31±0,41
Б	5,73±0,21	98,72±4,08	74,76±3,58	36,48±1,43	23,96±1,49	17,04±0,29	155,68±15,74	2,80±0,14	2,84±0,16	1,56±0,21
В	5,36±0,19	121,40±4,91	91,56±3,26	49,04±1,99	29,84±1,63	15,20±0,52				5,20±0,34

Таблица 3

Средние показатели генеративной сферы
средневозрастных генеративных растений трех экотипов лапчатки гусиной
(А - мезофильного, Б - ксерофильного, В - гигрофильного)

Параметры Х-члн.	Число столонов шт.	Средняя длина одного столона мм	Число междоузлий одного столона шт.	Число цветков у особи шт.	Число семян, образующихся из одного цветка шт.	Число жизнеспособных дочерних розеток у особи шт.
Экотипы						
А	3,44±0,21	355,82±56,11	4,84±0,42	4,60±0,80	14,07±2,47	6,37±0,19
Б	3,32±0,32	236,28±25,16	3,91±0,94	4,76±0,92	32,18±1,14	0,92±0,25
В	3,96±0,15	513,51±43,90	5,59±0,31	2,12±0,34	26,18±1,34	9,96±0,34

Примечания

но главного.

2. Появляются разнообразные морфологические структуры (морфологическая поливариантность). Высокая лабильность проявляется в развитии корневой системы: среди особей ксерофильного экотипа преобладают стержнекорневые, мезофильного-придаточно-стержнекорневые, гигрофильного-придаточнокорневые растения.

3. Лапчатка гусиная - чрезвычайно пластичное растение в отношении способов размножения. У особой мезофильного экотипа преобладает семенное размножение, но оно сочетается с двумя способами вегетативного: основного - при помощи столонов и изредка - корневыми отпрысками. У ксерофильного экотипа преобладает семенное размножение, изредка сочетающееся с размножением столонами. У гигрофильного типа семена образуются нерегулярно, преобладает вегетативное размножение - столонами, корневыми отпрысками, которые образуются регулярно и в большом количестве.

4. Стабилизирующим фактором сохранения самоподдержания ЦП при неблагоприятных экологических условиях является одновременность цветения и плодоношения (ритмологическая поливариантность). У *P.anserina* по времени образования можно выделить три типа столонов независимо от экотипа: весенние, летние, осенние. Все они в том или ином количестве имеют цветущие дочерние розетки.

5. Динамическая поливариантность наиболее ярко выражена у *P.anserina* гигрофильного экотипа, завершающей онтогенез за 2-3 года за счет сокращения продолжительности прегенеративного периода и отсутствия постгенеративного.

1. Ермакова И.М., Жукова Л.А. Типы функционирования эжи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 110-126.

2. Матвеев А.Р. Большой жизненный цикл, численность и возрастной состав популяции тимофеевки луговой и тимофеевки степной.- Автореф. дис... канд.биол.наук. М.: МГПИ им.В.И.Ленина, 1975. С. 25.

3. Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 555-562.

4. Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динами-

ческой поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биологические науки. 1991. № 8. С. 51-66.

5. Жукова Л.А. Морфологическая поливариантность травянистых растений // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М.: Прометей, 1995. С. 77-82.

6. Жукова Л.А., Комаров А.С., Ведерникова О.П., Ключникова Н.М. Разнообразие типов поливариантности онтогенеза в ценопопуляциях растений разных биоморф // Экология популяций. М., 1988. Ч. 1. С. 21-24.

7. Заугольнова Л.Б., Михайлова Г.Д., Просвирнина Е.А. Неоднородность особей в пределах ценопопуляций по некоторым признакам экобиоморфы // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 61-70. Паленова М.М. Особенности популяционной жизни некоторых наземно-ползучих трав. Дис. канд.биол.наук. М.: МГПУ, 1993. С. 241.

8. Жукова Л.А., Шейпак О.А. Влияние гербицидов на возрастной состав ценопопуляций подорожника большого // Воздействие гербицидов на растения на организационном и популяционном уровнях. М.: МГПИ им.В.И.Ленина, 1985. С. 3-25. Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ им.В.И.Ленина, 1986. С. 104-114.

9. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биологии. 1990. Т.51. № 4. С. 450-461.

10. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. Советская наука. 1952. С. 391. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии растений. 1959. Т.6. Вып. 5. С. 168-193.

11. Баранова Е.А. Закономерности образования придаточных корней у растений // Тр. главного бот. сада. М.: АН СССР, 1951. Вып.2. С. 168-193.

12. Луговые травянистые растения / Под редакцией Губановой И.А., Киселевой К.В. и др. М.: Агропромиздат, 1990. С. 90-91.