

*Наталья Алексеевна АЛЕКСЕЕВА –
аспирант кафедры экологии и генетики
биологического факультета,
Анна Архиповна ДОНСКОВА –
доцент кафедры ботаники и
биотехнологии растений
биологического факультета,
кандидат биологических наук*

УДК 577.95

ОСОБЕННОСТИ ЛАТЕНТНОГО И ПРЕГЕНЕРАТИВНОГО ПЕРИОДОВ ВИДОВ РОДА *GEUM* L. НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

*Аннотация. Изучены изменения морфологической структуры двух видов рода *Geum* L. на ранних этапах онтогенеза в лесостепной и на юге лесной зон Западной Сибири.*

*Changes in morphological structure of the two species of *Geum* L. in the early stages of ontogenesis have been studied. The research was carried out in the wooded steppe districts in the south of West Siberia.*

Знание структурных и количественных показателей строения растений в различные моменты онтогенетического развития позволяет составить правильное представление о взаимоотношении растений со средой, об устойчивости особей к стрессам разного типа, об изменении жизненной формы растения, что существенно влияет на пространственную организацию популяции, ее фитогенное поле [1;2;3;4;5;6]. В онтогенезе растений принято выделять следующие периоды: латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный. Целью данной работы явилось изучение латентного и прегенеративного периодов онтогенеза видов рода *Geum* L.

Изучение особенностей латентного периода онтогенеза и прорастания семян имеет большое значение. С семенным возобновлением связан ряд важнейших вопросов, имеющих решающее значение для работ по гибридизации, интродукции и рациональному использованию представителей флоры семенных растений [7]. В течение прегенеративного периода происходит накопление питательных веществ, необходимых для перехода растения к цветению и плодоношению: общая структура, внешний габитус и форма отдельных органов приобретают характер дефинитивного состояния [8].

Объектом данного исследования стали представители рода *Geum* L. – *G. rivale* L. и *G. aleppicum* Jacq. — голарктические виды, широко распространенные как в Западной, так и в Восточной Сибири. Это полурозеточные травянистые поликарпики.

Изучение гравилатов интересно, во-первых, в систематическом плане. П. Н. Крылов [9] и С.К. Черепанов [10] указывают на распространение в Западной Сибири 3-х видов гравилатов: речного, алеппского и городского; однако С. Н. Выдрин в «Флоре Сибири» [11] отмечает, что образцы из Западной Сибири, выдаваемые ранее за *G. urbanum*, являются мезофитной формой *G. aleppicum* var. *glaberrimum*. Во-вторых, названные виды относятся к короткокорневищным растениям, онтогенез которых изучен недостаточно. Кроме того, виды гравилатов имеют практическое значение. Это лекарственные и кормовые растения [12,13].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Массовые сборы материала проводились в 1998-99 гг. в Тюменской и Свердловской областях в подзоне мелколиственных лесов лесной зоны (Тюмень, Талица) и в лесостепной зоне (Ишим) в разреженных березовых и смешанных лесах и по их опушкам. В исследуемых фитоценозах сделаны геоботанические описания по общепринятой методике с указанием обилия видов по шкале Друде.

Растения изучаемых видов полностью откапывали, спиртовали или гербаризировали. Периодизацию онтогенеза проводили по общепризнанной методике [14; 15]. Проростки и ювенильные особи гравилатов речного и алеппского очень похожи, поэтому растения этих возрастных состояний собирались в фитоценозах с преобладанием соответствующих видов.

Материал обрабатывали в лабораторных условиях. Учитывали около 20 параметров: количество листьев, отношение длины 2-го листа розеточного побега к его ширине и к длине черешка; длину и диаметр главного и придаточных корней, их количество, порядок ветвления; длину и диаметр корневища и т.д. Проведена статистическая обработка данных по общепринятой методике [16].

Для выяснения влияния длительности хранения семян на их всхожесть и энергию прорастания орешки, собранные в июле-августе 1998 года, проращивали во влажных камерах по 50 штук в 3-кратной повторности при температуре 18-23 С через разное время после сбора. В зависимости от условий освещения семена разделили на 3 группы. I группу семян проращивали при естественном освещении. Семена II группы подвергались дополнительному 10-часовому освещению лампой дневного света. III группу семян проращивали в темноте. В ходе эксперимента учитывали также количество солнечных и пасмурных дней.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Латентный период

Плоды *G. aleppicum* и *G. rivale* — орешки — мелкие, около 2,5-3 мм длиной и 1-1,3 мм шириной, на конце несут длинный крючковидно загнутый отросток — остаток нижнего члена столбика рис. (1 А,Б). Плоды *G. rivale* жестко-волосистые, с прямостоящими оттопыренными волосками; нижний член столбика при основании также волосистый, равен по длине верхнему. Плоды *G. aleppicum* при основании прижатоловистые, на верхушке с оттопыренными волосками; верхний член столбика вдвое короче

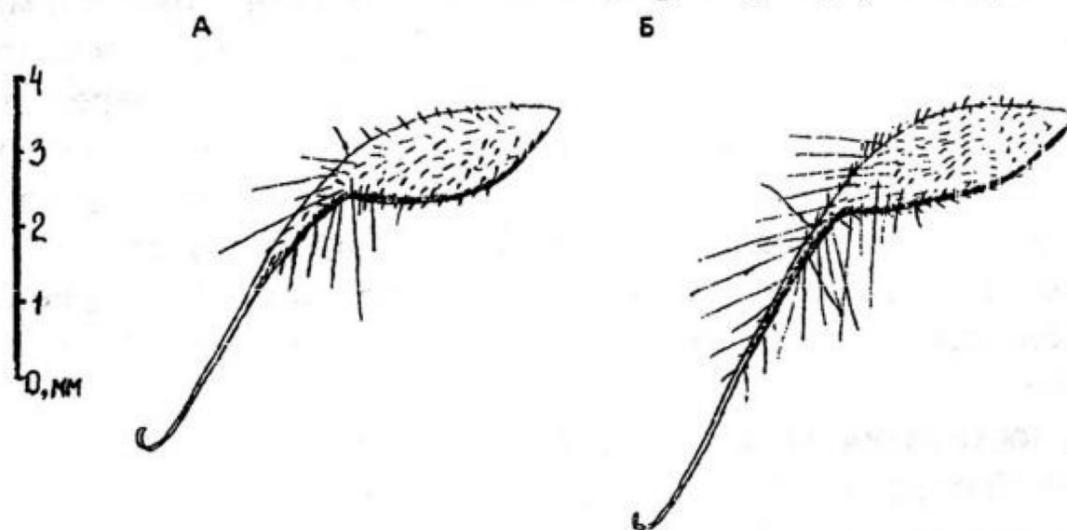


Рис. 1. Плоды гравилатов:
А — *Geum aleppicum*, Б — *Geum rivale*.

нижнего. Масса 1000 семян гравилата речного, по нашим данным, составляет 1,10 г, а гравилата алеппского — 1,27 г.

Прегенеративный период

В прегенеративном периоде онтогенеза гравилатов мы выделили и описали следующие возрастные состояния: проростки, ювенильное, имматурное и виргинильное.

Всхожесть семян проверяли в лабораторных исследованиях. Зрелость семян, определяемая по их внешнему виду, не всегда совпадает с физиологической зрело-

стью, т. е. способностью к прорастанию [17]. У некоторых растений созревшие по внешнему виду семена способны прорасти лишь через некоторое время, когда в них, очевидно, завершаются все ферментативные процессы, необходимые для окончательного созревания. Для выявления степени зрелости исследуемых нами гравилатов собранные семена проращивали через 4, 5, 6, 7, 8, и 18 месяцев хранения. В результате эксперимента получили следующие данные: всхожесть семян *G. rivale* увеличивается при естественном освещении от 27% в декабре до 83% в апреле, а у *G. aleppicum* — соответственно от 85% до 96%. Увеличивается и энергия прорастания семян у обоих видов: у гравилата речного — от 13% до 41%, а у гравилата алеппского — от 50% до 85%. Таким образом, в течение зимы у названных видов гравилатов происходит дозревание семян.

Всхожесть семян *G. aleppicum* при различных условиях освещения значительно не меняется. На прорастание семян *G. rivale* свет оказывает решающее влияние. Так, энергия прорастания и всхожесть семян составили в декабре при дополнительном освещении 15 и 31%, а в темноте — 5 и 9%; в апреле соответственно на свету — 52 и 83%, а в темноте — 11 и 29%. К. Г. Ткаченко [18] отмечает, что одной из черт, характеризующих разнокачественность семян, является их положение в соцветии. У исследуемых видов гравилатов хорошо выполненные семена, имеющие наибольшую всхожесть и массу, расположены, по нашим данным, в основном в средней и нижней части цветоложа.

Проростки. В чашках Петри семена обоих видов набухают на 2 день и начинают прорасти на 3-4 день. Первым при прорастании появляется зародышевый корешок, обильно покрытый корневыми волосками, затем — гипокотиль. На 7-8 день семенная кожура сбрасывается и разворачиваются семядоли. Они у обоих видов черешковые, фотосинтезирующие, покрытые волосками.

В природе семена *G. rivale* способны прорасти осенью, но массовое их прорастание наблюдается весной, что подтверждается и литературными данными [19]. Семена *G. aleppicum* способны прорасти как сразу после опадания, осенью, так и следующей весной.

Прорастание у *G. rivale* и *G. aleppicum* надземное, начинается в апреле-мае (рис. 2 А, 3 А). Семядоли обоих видов черешковые, длиной 3-4 мм и около 2 мм шириной. Через 2-3 недели появляется ювенильный лист. Он яйцевидный, в основании сердцевидный, по краю крупнозубчатый, покрыт так же, как и черешок, волосками. Число зубцов ювенильного листа у *G. aleppicum* составляет в среднем 10, а у *G. rivale* — 9. Отношение длины листовой пластинки ювенильного листа к длине черешка достигает у гравилата алеппского 1,0, а у гравилата речного — 0,9 (табл. 1). Длина гипокотилия варьирует в зависимости от экологических условий: на открытых участках (полянах, опушках) она составляет 3-6 мм, а в затененных местообитаниях — 6-20 мм.

Корневая система проростков обоих видов стержневого типа. Главный корень, длиной 20-30 мм и толщиной около 0,34 мм, ветвится до 2 порядка.

С отмиранием семядолей (через 35-40 дней после прорастания) растения переходят в следующее возрастное состояние — ювенильное.

Ювенильные особи так же, как и проростки, имеют розеточную форму роста и несут 2-3 листа (рис. 2Б, 3Б). Они яйцевидной или почковидной формы, с 15-27 крупными зубцами.

Длина и толщина главного корня по сравнению с предыдущим возрастным состоянием увеличиваются в 1,3-1,5 раза. Порядок ветвления — 2-3 (табл. 1). Если семена гравилата алеппского прорастают осенью, то в ювенильном возрастном состоянии растения уходят зимовать с зелеными листьями и на следующий год переходят в имматурное возрастное состояние. При прорастании семян весной растения все возрастные состояния прегенеративного периода проходят в течение одного (*G. aleppicum*) или двух-трех (*G. rivale*) вегетационных сезонов.

Особенности морфологической структуры особей *Geum aleppicum* и *Geum rivale* в прегенеративный период

Признаки		Проростки		Ювенильное		Имматурное		Виргинильное	
		<i>G.aleppicum</i>	<i>G. rivale</i>						
Число листьев	$X \pm m_x$	1,47±0,73	1,73±0,08	2,66±0,06	2,02±0,07	3,44±0,08	3,03±0,10	4,56±0,12	3,53±0,15
	CV,%	49,7±3,52	26,0±3,35	23,4±1,66	25,5±2,55	23,9±1,73	26,5±2,41	25,5±1,84	33,2±3,03
Отношение длины л.пласт. к ее ширине	$X \pm m_x$	0,98±0,01	0,92±0,02	0,95±0,01	0,93±0,01	0,85±0,01	0,76±0,02	1,31±0,03	1,32±0,03
	CV,%	13,7±0,97	14,3±1,85	14,0±1,07	10,5±1,05	11,7±0,85	24,6±2,24	18,7±1,37	16,6±1,51
Отношение длины л.пласт. к длине череш.	$X \pm m_x$	0,79±0,02	0,55±0,03	0,78±0,04	0,52±0,03	0,54±0,02	0,48±0,03	1,15±0,04	0,90±0,04
	CV,%	29,8±2,11	29,8±3,85	41,3±3,16	34,6±3,46	39,6±2,87	46,0±4,20	33,1±2,43	28,5±2,94
Длина главн. корня, мм	$X \pm m_x$	20,78±0,80	24,90±1,66	31,91±1,25	25,34±1,13	49,93±2,20	54,4±9,11	-	-
	CV,%	38,6±2,73	36,4±4,70	36,0±2,76	31,6±3,15	29,6±3,12	52,9±11,84	-	-
Толщина гл. корня, мм	$X \pm m_x$	0,33±0,01	0,34±0,01	0,61±0,02	0,40±0,01	0,94±0,02	0,97±0,03	-	-
	CV,%	17,1±1,21	18,5±2,39	25,1±1,92	21,7 ±2,17	12,9±1,36	9,8±2,19	-	-
Пор.ветвлен. гл.корня, мм	$X \pm m_x$	2,24±0,04	2,13±0,06	2,59±0,06	2,14±0,05	3,22±0,09	3,10±0,18	-	-
	CV,%	19,2±1,35	16,2±2,09	21,6±1,66	16,4±1,64	19,7±2,08	16,7±3,41	-	-
Общее число придат.корней	$X \pm m_x$	-	-	-	-	4,67±0,28	8,17±0,81	14,04±0,51	18,95±1,01
	CV,%	-	-	-	-	58,2±4,22	77,0±7,03	35,5±2,58	41,1±3,75
Длина придат. корня, мм	$X \pm m_x$	-	-	-	-	54,42±3,04	63,68±3,67	112,61±3,58	107,65±4,00
	CV,%	-	-	-	-	54,5±3,96	44,6±4,07	31,0±2,25	28,7±2,63
Толщина прид. корня, мм	$X \pm m_x$	-	-	-	-	0,64±0,02	0,71±0,03	1,15±0,03	1,44±0,49
	CV,%	-	-	-	-	34,3±2,49	37,3±3,40	24,1±1,75	26,5±2,42
Пор. ветвления прид. корня	$X \pm m_x$	-	-	-	-	2,75±0,06	2,93±0,07	3,21±0,06	3,07±0,08
	CV,%	-	-	-	-	21,9±1,59	17,6±1,61	19,0±1,41	19,8±1,81
Длина корневища, мм	$X \pm m_x$	-	-	-	-	-	-	8,61±0,60	45,02±3,16
	CV,%	-	-	-	-	-	-	68,0±4,93	54,3±4,96
Толщина корневища, мм	$X \pm m_x$	-	-	-	-	-	-	5,29±0,21	4,93±0,24
	CV,%	-	-	-	-	-	-	38,0±2,75	37,3±3,40

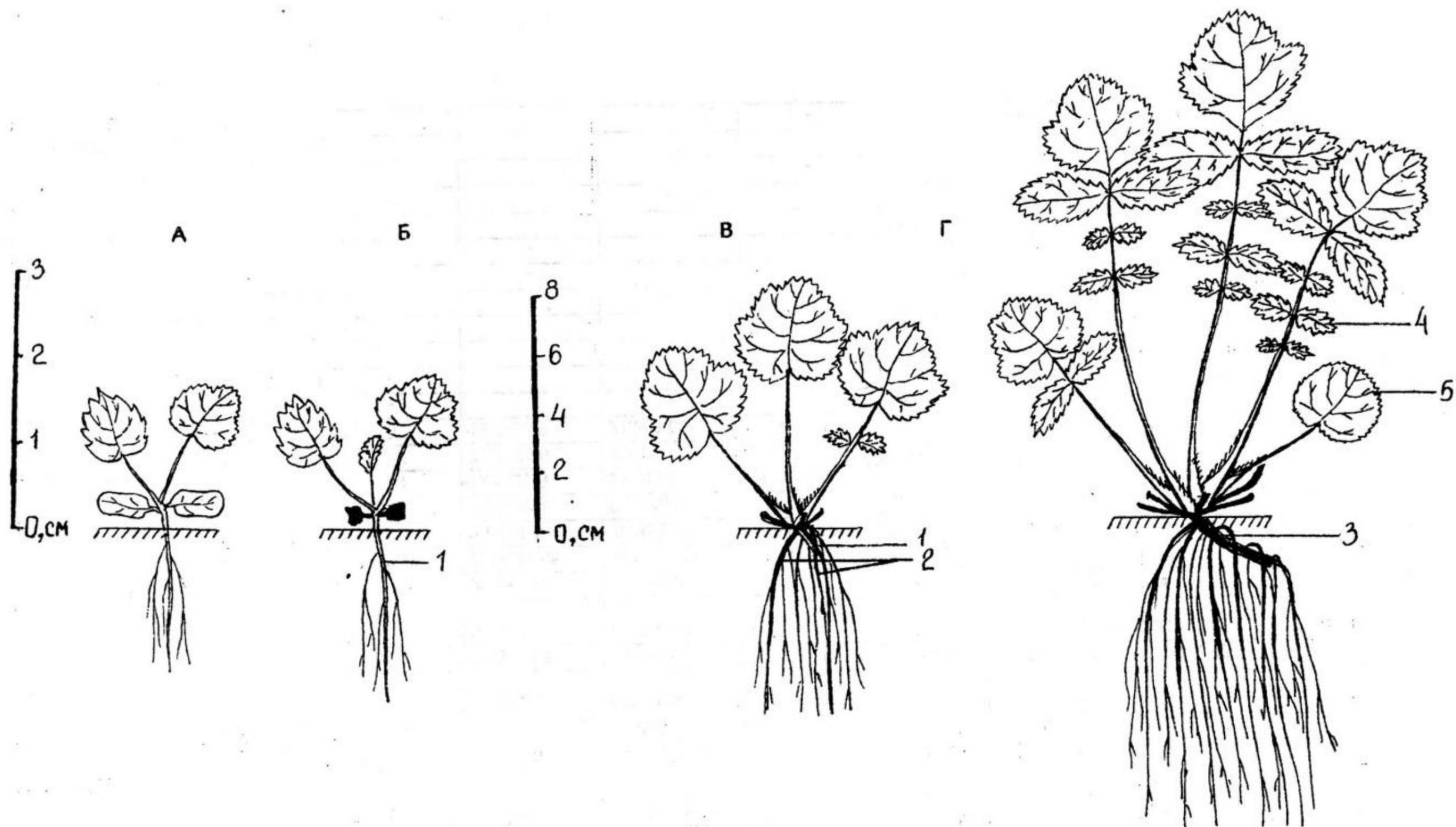


Рис. 2. Морфологическая структура особей *Geum rivale* различных возрастных состояний прегенеративного периода: А — проростки, Б — ювенильные, В — иматурные, Г — виргинильные. 1 — главный корень, 2 — придаточные корни, 3 — эпигеогенное корневище, 4 — летние листья, 5 — зимние листья

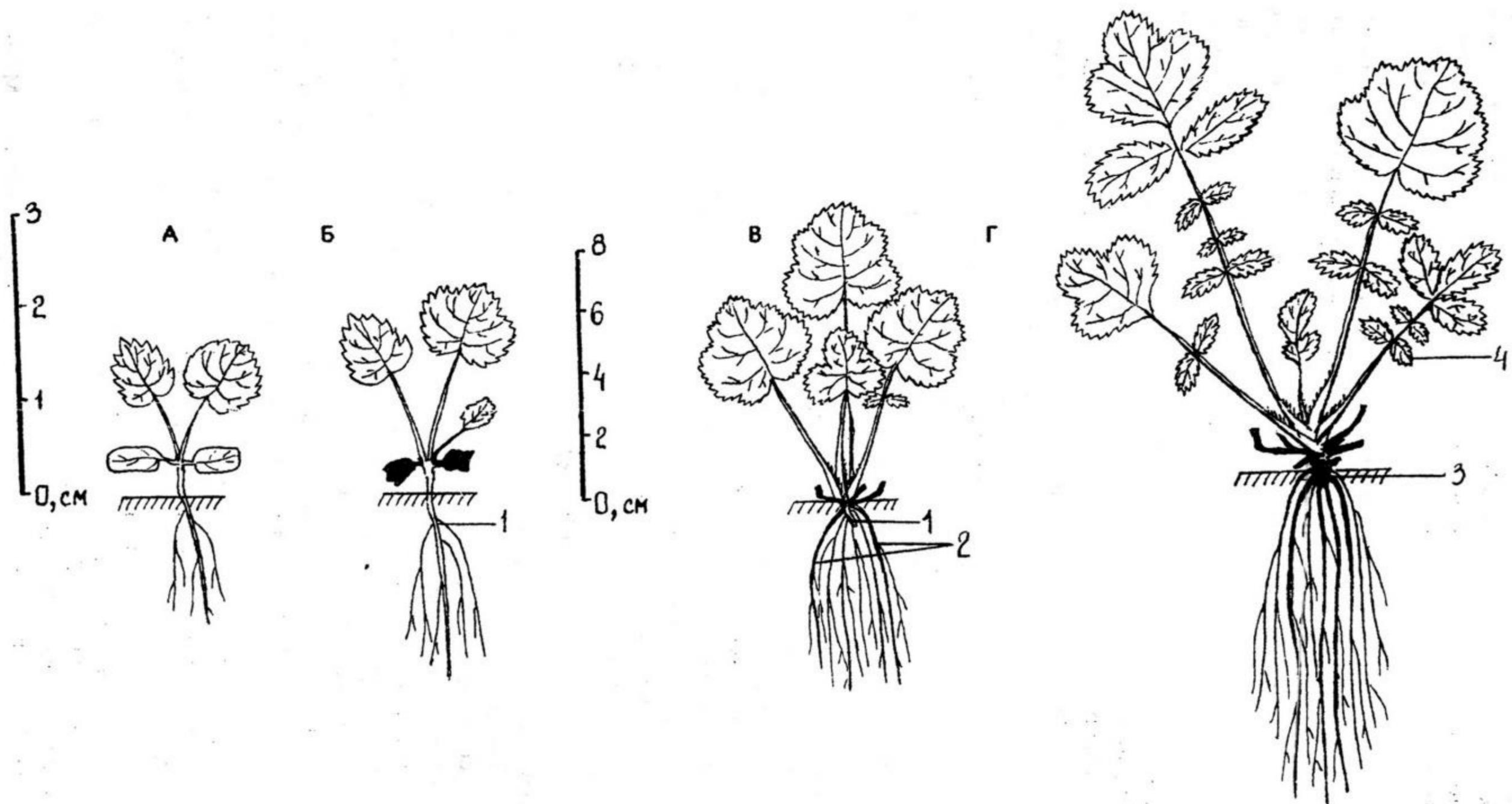


Рис. 3. Морфологическая структура особей *Geum alerricum* различных возрастных состояний прегенеративного периода: А — проростки, Б — ювенильные, В — имматурные, Г — виргинильные. 1 — главный корень, 2 — придаточные корни, 3 — эпигеогенное корневище, 4 — летние листья

Розеточные побеги имматурных растений обоих видов продолжают нарастать моноподиально, т.к. верхушечная почка остается живой. Они несут 3-4 почковидных или трех-пятилопастных живых листа и около 2-3-х отмерших прошлогодних листьев. Отношение длины листовой пластинки к ее ширине по сравнению с предыдущим возрастным состоянием изменяется незначительно, а черешок листа становится вдвое длиннее листовой пластинки (рис.2В, 3В).

В подземной сфере стержневая корневая система заменяется системой смешанного или придаточного типа. 4-8 придаточных корней, образующихся в базальной части побега, имеют такую же длину и порядок ветвления, что и главный корень, но их толщина в 1,5 раза меньше последнего. Главный корень сохраняется почти у 54 % особей *G. aleppicum* и только у 28 % особей *G. rivale*. Длина и толщина главного корня по сравнению с предыдущим возрастным состоянием увеличиваются в 1,5 -2 раза (табл.1). В результате контрактивной деятельности корней базальная часть побега втягивается в почву, превращаясь в эпигеогенное корневище.

Виргинильные растения — это взрослые, но еще не цветущие особи. Они сохраняют розеточную форму роста. Длина побега варьирует от 8 до 16 мм у *G.aleppicum* и от 41 до 61 мм у *G.rivale*, причем длина надземной части у обоих видов составляет около 5 мм. Листья принимают прерывисто-перистую форму и несут 1-2 пары боковых листочков (рис. 2Г, 3Г). Отношение длины листовой пластинки к ее ширине увеличивается по сравнению с имматурными особями в 1,5 раза; черешок почти такой же длины, что и листовая пластинка. Осенью у видов рода *Geum* формируются листья несколько меньших размеров и слабее расчлененные, по сравнению с летними. Растения зимуют с живыми осенними листьями. Эту же особенность гравилатов отмечали и другие авторы [8;18].

В подземной сфере происходят существенные изменения. Главный корень отмирает у всех особей, и формируется корневая система придаточного типа. Корни, длиной около 14-18 см и толщиной 1-1,5 мм, ветвятся до 3-4 порядка. Продолжается нарастание эпигеогенного корневища. У гравилата алеппского оно короткое (8-9мм) и толстое (5мм) ортотропное, а у гравилата речного к виргинильному возрастному состоянию корневище становится плагиотропным. Длина его достигает 45 мм, а толщина — 5 мм.

ВЫВОДЫ

1. Длительность регенеративного периода составляет у *G. aleppicum* 1-1,5 года, у *G. rivale* — 2-3 года.
2. Побег у особей всех возрастных состояний регенеративного периода розеточный, он нарастает моноподиально, т.к. верхушечная почка остается живой.
3. В ходе онтогенеза происходит смена формы листовой пластинки от почковидной у проростков и ювенильных растений до трехлопастной у имматурных, а затем до прерывисто-перистой у виргинильных растений.
4. Стержнекорневая система проростков и ювенильных особей заменяется корневой системой смешанного типа у имматурных растений и придаточного типа у виргинильных.
5. Корневище у обоих видов эпигеогенное; у *Geum aleppicum* оно короткое ортотропное, а у *Geum rivale* к виргинильному возрастному состоянию становится плагиотропным.

ЛИТЕРАТУРА

1. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяции // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3-8.
2. Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. 183 с.
3. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // Бюлл. МОИП. 1969. Т. 74. Вып.1. С. 141-149.

4. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. II. М.: Изд-во МГПИ, 1983. 96 с.
5. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. С. 3-38.
6. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань: Изд-во Казанского университета, 1989. 146 с.
7. Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826-831.
8. Серебряков И. Г. Морофлогия вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 392 с.
9. Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Вып.7. С. 1536-1541.
10. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. С. 860.
11. Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. С. 89-90.
12. Растительные ресурсы СССР. Л.: Наука, 1987. С. 50-51.
13. Соболевская К. А. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. Новосибирск: Наука, 1972. С. 187-188.
14. Лакин Г. Ф. Биометрия. М: Высшая школа, 1980. -293с.
15. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Геоботаника. Вып. 6. М.: Изд-во АН СССР, 1950. С.3-240.
16. Уранов А. А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С.7-34.
17. Николаева М. Г., Разумова М.В., Далецкая Т.В. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с.
18. Ткаченко К. Г. Гетероспермия и онтогенез // Проблемы ботаники на рубеже 20-21 вв. СПб., 1998.Т. 2. С. 330-331.
19. Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. С. 68-69.

*Нина Анатольевна БОМЕ –
заведующая кафедрой ботаники
и биотехнологии растений
биологического факультета, доктор
сельскохозяйственных наук, профессор,
Анна Алексеевна БЕЛОЗЕРОВА –
аспирант кафедры ботаники
и биотехнологии растений
биологического факультета*

УДК 631.523.5

**ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОЗИМЫХ
ФОРМ РЖИ (*SECALE CEREALE* L.)
ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ
НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ**

АННОТАЦИЯ. Приведены результаты полевой и лабораторной оценок тринадцати популяций озимой ржи по изменчивости ряда количественных признаков в онтогенезе.

The authors present the results of field and laboratory estimation of 13 winter rye populations obtained according to the variability in the number of quantitative signs in ontogenesis.