

Структурно-морфологический подход как способ точной идентификации онтогенетических состояний плотнодерновинных злаков (на примере *Festuca lenensis* Drob.)

С.Н. Андреева, М.М. Черосов

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

*Рассмотрена целесообразность применения структурно-морфологического подхода для решения существующих проблем идентификации онтогенетических состояний плотнодерновинных злаков на примере *Festuca lenensis*. В онтогенезе *Festuca lenensis* установлены четыре периода и десять онтогенетических состояний, представлены биологические критерии и морфологические характеристики онтогенетических состояний вида. Структурно-морфологический анализ побегов и побеговых систем *Festuca lenensis* проведен с использованием трех категорий модулей: выделены 3 элементарных, 2 универсальных и 2 основных типа. Для вида установлен изомодульный тип структуры, обусловленный однотипностью как универсальных, так и основных модулей. Показано, что с развитием особи происходит накопление однотипных модулей и усложнение структурной организации, при этом каждый этап данного повторяющегося процесса соответствует определенному онтогенетическому состоянию. Данный способ актуален для идентификации онтогенетических состояний особей прегенеративного периода и является значительно упрощенным по сравнению с существующей процедурой определения онтогенетических состояний. С использованием структурно-морфологического подхода уточнены критерии выделения виргинильного состояния плотнодерновинного злака – появление побегов III порядка, формирование системы парциальных кустов (ОМ1).*

Ключевые слова: онтогенез, архитектурные модели, плотнодерновинные злаки, ценопопуляции, онтогенетические состояния, элементарный модуль, универсальный модуль, основной модуль.

Structural-Morphological Approach as the Way of Correct Identification of Ontogenetic Stages of Thick-Root Bunch Grasses (Case Study of *Festuca Lenensis* Drob.)

S.N. Andreyeva, M.M. Cherosov

Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk

*The practicability of application of the structural-morphological approach to resolving the existing problems of the identification of ontogenetic stages of thick-root bunch grasses on the example of *Festuca lenensis* is shown. For *Festuca lenensis* ontogenesis 4 periods and 10 ontogenetic stages are revealed, biological criteria and morphological characteristics of the ontogenetic stages of the species are presented. Structural-morphological analysis of *Festuca lenensis* shoots and shoot systems is conducted using three categories of modules. Three elementary, two universal and 2 basic types of modules are identified. For the species the izomodular type of structure have been revealed, due to the uniformity of both universal and basic modules. It is shown that with the development of individuals, the same type of modules accumulates and the structural organization becomes more complex. At the same time each stage of this iterative process corresponds to a particular ontogenetic stage. This method is relevant for identification of ontogenetic stage of individuals in pregenerative period and is significantly simplified compared to the existing procedure for determination of ontogenetic stages. Using the structural-morphological approach the selection criteria of virginile stage of thick-root bunch grasses such as an emergence of shoots of III order and formation of a system of partial bunches (system basic module 1) are found out.*

Key words: ontogenesis, architecture models, thick-root bunch grasses, cenopopulations, ontogenetic stages, elementary module, universal module, basic module.

Введение

Онтогенез плотнoderновинных злаков рассмотрен многими исследователями, обзоры работ которых приведены и обобщены в монографиях [1–3]. Но, несмотря на изученность онтогенеза плотнoderновинных злаков, остаются вопросы, касающиеся выбора биоморфологических критериев при переходе особей из одного состояния в другое. При описании онтогенеза видов рода *Festuca* L. Г.Н. Гордеева [4] и Р.А. Балдаева [5] отметили особь ювенильной после разворачивания второго листа и развития придаточных корней. Выделение имматурного периода у плотнoderновинных злаков большинство авторов связывает с началом кущения – с появлением побегов II–III порядков. Одним из трудных вопросов является переход из имматурного в виргинильное состояние, т.к. в большинстве работ приводятся только количественные размеры дерновины, более точно начало виргинильного состояния отмечено Р.А. Балдаевой [5] и приурочено к появлению побегов IV порядка. При описании онтогенеза *Psathyrostachys caespitosa* А.А. Скобелева [6] выделила имматурное состояние с появлением у особи побегов II порядка и виргинильное состояние с появлением у особи побегов III и IV порядков. Разделение состояний генеративного периода основывается на количественных показателях живой и отмершей частей дерновины и числа генеративных побегов. Также на количественных показателях живой и отмершей частей дерновины основывается выделение онтогенетических состояний постгенеративного периода.

Таким образом, наиболее трудным вопросом остается переход особей плотнoderновинных злаков из имматурного в виргинильное состояние. Для устранения данных проблем, по нашему мнению, целесообразно пользоваться современными принципами структурно-морфологического подхода, что и предпринято в данной работе.

Материалы и методика

Изучение морфогенеза побегов в ходе онтогенеза проводилось с использованием общепринятых методик и подходов [1,2,7–9]. Строение побегов и побеговых систем рассмотрено с учетом трех категорий модулей [10–11]:

- 1) элементарный метамер (элементарный модуль);
- 2) одноосный или моноподиальный побег, возникший из одной апикальной меристемы (универсальный модуль);
- 3) побеговая система, представленная первичным или парциальным кустом, возникшим из ряда меристем (основной модуль).

Нами для описания онтогенеза *Festuca lenensis* за основу взят онтогенез данного вида, описан-

ный Р.А. Балдаевой [5]. У изученного вида выделены возрастные периоды и состояния, характерные для многих многолетних травянистых растений:

I – латентный – семена (*se*);

II – прегенеративный – проростки (*p*), ювенильные растения (*j*), имматурные растения (*im*), виргинильные (*v*);

III – генеративный – молодые генеративные (*g*₁), средневозрастные генеративные (*g*₂) и старые генеративные растения (*g*₃);

IV – постгенеративный – субсенильные растения (*ss*) и сенильные (*s*).

В качестве счетной единицы выступали особи семенного происхождения, для растений генеративного и постгенеративного возрастного состояния – компактный клон. При выделении возрастных групп учитывали размеры и число побегов и листьев на них; форму и размеры дерновин; количественные соотношения генеративных и вегетативных, живых и мертвых побегов.

Результаты и обсуждение

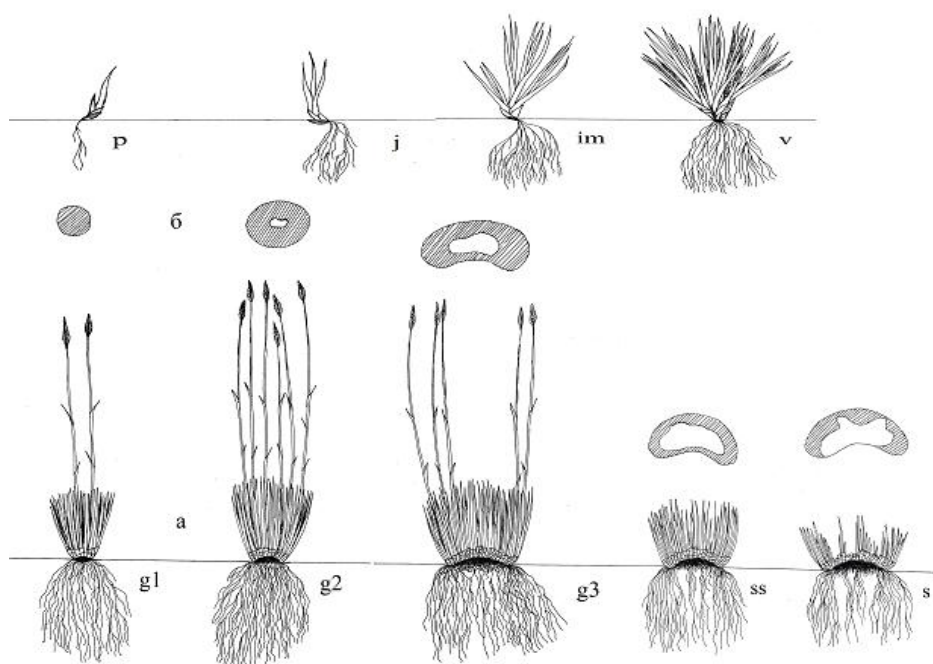
Полный онтогенез *Festuca lenensis* включает четыре периода и десять онтогенетических состояний. Общая схема онтогенеза *Festuca lenensis* представлена на рисунке.

Латентный период у овсяницы ленской представлен семенами. Семена – зерновки, удлинённые, 3–4 мм в длину, при благоприятных условиях (достаточный уровень увлажнения, наличие «свободного» пространства – выбоин и т.п.) прорастают сразу после осыпания.

Прегенеративный период. Проростки имеют колеоптиль, предлист и один ассимилирующий лист. Длина листовой пластинки 2 см. Проростки имеют один зародышевый корень длиной 4 см.

Ювенильное состояние начинается с появлением второго зеленого листа, совпадающим с развитием двух придаточных корней на гипокотиле [5]. Ювенильные растения представлены одноосным побегом с 3–5 листьями. Высота побега 5,3 см. Длина корня 2,7 см.

Имматурные растения. За начало имматурного состояния принято начало кущения. Кущение – появление первого побега второго порядка II¹ из влагалища 1-го листа главного побега. В это время главный побег имеет 4–5 листьев. По мере роста на растении формируется до 3–4 побегов второго порядка, число листьев на побеге II¹ достигает 3–4, на побеге II² – 2, на побегах II³ и II⁴ – 1. Таким образом, в имматурном состоянии формируется первичный куст. Высота главного побега 6,3 см. Средняя длина побега II¹ составляет 3,8 см. Длина корневой системы 3,5 см.

Общая схема онтогенеза *Festuca lenensis*.

Условные обозначения: *p, j, im, v, g1, g2, g3, ss, s* – онтогенетические состояния; *a* – вид особи спереди; *б* – схема дерновины, где заштрихованная область – живая часть дерновины, белая область – омертвевшая часть

Виргинильные растения. В качестве признака выделения виргинильного состояния Р.А. Балдаева [5] относит появление побегов IV порядка, нами же выделение данного состояния приурочено ко времени появления побегов III порядка, т.к. с началом кущения побегов II порядка формируется новое структурное образование – сложный куст, как система парциальных кустов, образованных побегами II порядка. К моменту появления побегов III порядка средняя высота главного побега составляет 9,5 см, сам побег насчитывает 7 листьев. Кроме этого, растение имеет до 4 побегов II порядка, т.е. формируется сложный куст. В корневой системе насчитывается до 16–25 корней длиной до 12–15 см.

К концу виргинильного периода растение представляет собой небольшую, но четко выраженную компактную дерновину с диаметром 0,5–0,8 см, состоящую из 5–6 парциальных кустов. Главный побег формирует до 9–10 листьев. В дерновине, в среднем, насчитывается до 7–8 побегов II порядка, число листьев которых достигает 3–8, и 5–10 побегов III порядка с 2–5 листьями. Появляются 2–3 побега VI порядка с 2–3 листьями.

Генеративный период. Важным критерием для подразделения генеративного периода на отдельные возрастные состояния является число генеративных побегов. У особей *Festuca lenensis* годы обильного образования генеративных по-

бегов чередуется с 3–5-летним периодом их малочисленности или отсутствия. В годы отсутствия генеративных побегов в качестве критерия выделения онтогенетических состояний генеративного периода особенно актуальны такие признаки, как размеры дерновины и соотношение в ней живых и мертвых частей.

Нами предпринята попытка проверки объективности дифференциации 556 особей *Festuca lenensis*, ранее выделенных нами по традиционным подходам выделения онтогенетических состояний генеративного периода с использованием дискриминантного анализа, при котором на уровне значимости дискриминантной

функции $p < 0,01$ ($F_{расч} = 32,3$; $F_{крит} = 24,1$) данные признаки являлись максимально сильными. Из всего объема выборки 43 особи были классифицированы как *g1*, 473 – как *g2*, 34 – *g3*, и только 6 особей, ранее субъективно выделенных как *g2*, были отнесены к другим группам. Таким образом, объективность дифференциации особей составила 98–100%.

Молодые генеративные растения. Появление первого генеративного побега свидетельствует о начале генеративного периода. Дерновина в диаметре 2 см. Наблюдается слабое проявление процессов отмирания, в центральной части дерновины отмечаются базальные части отмерших побегов I, II порядков. Генеративных побегов немного, в среднем насчитывается 5–6, длина их около 35,5 см.

Средневозрастные генеративные растения. В данном состоянии отмечается максимальное развитие генеративной и вегетативной сфер. Значительно увеличивается число генеративных побегов – до 25 (в среднем), вегетативных – до 80. Диаметр дерновины в среднем до 4 см и приобретает выпуклую форму. Часть дерновины начинает отмирать.

Старые генеративные растения имеют рыхлую, но пока еще единую дерновину. Но при этом дернины у них имеют неправильную форму, чаще всего вытянуто-овальную или дугообразную, а также меньшее число генеративных

побегов (от 2–4 до 15–19), расположенных в периферии дернины. Также уменьшается высота генеративных побегов. Начинается процесс партикуляции. В этом возрастном состоянии уже процессы отмирания преобладают над новообразованием побегов.

Постгенеративный период. В постгенеративном периоде выделено два онтогенетических состояния – субсенильное и сенильное.

Субсенильные растения. Переход к субсенильному состоянию определяется утерей способности к цветению. Дерновина субсенильного клона имеет вытянутую форму длиной до 6 см и шириной до 1 см и состоит из двух–трех партикул. Число вегетативных побегов в партикуле, в среднем, составляет 17 шт. Корневая система слабо развита.

Сенильные растения представляют собой отдельную партикулу, имеющих небольшое число вегетативных побегов с укороченными листьями. Большая часть партикулы состоит из отмерших побегов.

Тип онтогенеза *Festuca lenensis* относится к В типу II надтипу по классификации Л.А. Жуковой [3].





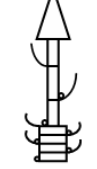
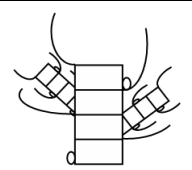
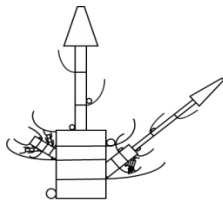
Структурно-морфологический анализ побегов и побеговых систем *Festuca lenensis* проведен с использованием трех категорий структурно-элементарных единиц – модулей: элементарного, универсального и основного (табл. 1).

Элементарный модуль (ЭМ) – элементарный метамер (фитомер) плотнодерновинного злака представлен тремя типами, выделенными в зависимости от расположения в определенной зоне генеративного побега. В зоне возобновления ЭМ 1 состоит из короткого междоузлия, листа и почки, в зоне торможения ЭМ 2 – из длинного междоузлия, листа срединной формации и почки, в зоне обогащения ЭМ 3 – из междоузлия и простого колоса (табл. 1).

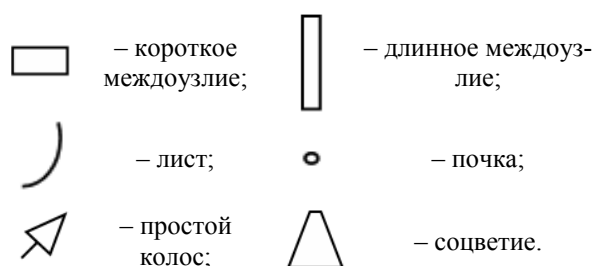
Универсальный модуль (УМ) – одноосный побег представлен двумя типами побегов: вегетативным розеточным и генеративным полурозеточным. При этом вегетативный розеточный побег (УМ 1) состоит из элементарных модулей зоны возобновления (ЭМ 1) и является побегом с неполным циклом, т.е. представляет этап развития генеративного полурозеточного побега. Генеративные полурозеточные побеги (УМ 2) состоят из элементарных модулей трех типов, являются монокарпическими, ди- и полициклическими (табл. 1).

Совокупность универсальных модулей составляет основной модуль (ОМ) – первичный куст (ОМ1) или система побега кущения с базисимподиальным нарастанием побегов (ОМ 2) (табл. 1).

Модули плотнодерновинного злака *Festuca lenensis*

Тип модуля	Рисунок	Описание
Элементарные модули (ЭМ)		
ЭМ1		Короткое междоузлие с листом и почкой
ЭМ2		Длинное междоузлие с листом и почкой
ЭМ3		Междоузлие с простым колосом
Универсальные модули (УМ)		
УМ1		Вегетативный розеточный побег
УМ2		Генеративный полурозеточный побег
Основные модули (ОМ)		
ОМ1		Система вегетативных розеточных побегов
ОМ2		Система вегетативных розеточных и генеративных полурозеточных побегов

Условные обозначения:



В своем максимальном развитии (в среднегенеративном состоянии) плотнодерновинный злак представляет совокупность ОМ 2 как системы УМ 1 и УМ 2.

Таким образом, исследованный вид характеризуется однотипностью модулей (как универ-

сального, так и основного) – изомодульным типом структуры [12]. С развитием особи происходит накопление однотипных модулей, что ведет к усложнению структурной организации: УМ1 (первичный одноосный побег) – итерация (увеличение числа УМ1) – ОМ1 (первичный куст) – итерация (увеличение ОМ1) – ОМ2 (система парциальных кустов). При этом каждый этап накопления и усложнения структурных единиц соответствует определенному этапу онтогенетического состояния (табл. 2).

Использование структурно-морфологического подхода позволяет нам обобщить онтогенез плотнoderновинных злаков, в особенности, данный способ актуален для идентификации онтогенетических состояний особей прегенеративного периода, т.к. является значительно упрощенным и объективным по сравнению с существующей процедурой определения биоморфологических критериев.

Заклучение

Таким образом, полный онтогенез *Festuca lenensis* включает четыре периода и десять онтогенетических состояний. Основные фазы онтоморфогенеза объекта исследования соответствуют таковым для биоморфы плотнoderновинных растений, обобщенных Л.А. Жуковой [3].

Структурно-морфологический анализ побегов и побеговых систем плотнoderновинных злаков показал, что с развитием особи происходит накопление однотипных модулей, что ведет к усложнению структурной организации. При этом каждый этап данного повторяющегося процесса соответствует определенному онтогенетическому состоянию. Данный способ актуален для идентификации онтогенетических состояний особей прегенеративного периода и является значительно упрощенным по сравнению с существующей процедурой определения биоморфологических критериев. С использованием структурно-морфологического подхода уточнены критерии выделения виргинильного состояния плотнoderновинного злака – появление побегов III порядка, формирование системы парциальных кустов (ОМ1).

Работа выполнена в рамках выполнения государственного задания по проекту № 0376-2014-002: тема 52.1.11. «Разнообразие растительного мира таежной зоны Якутии: структура, динамика, сохранение» и при поддержке гранта РФФИ 12-04-98533 р_восток а «Популяционная биология степных растений Якутии».

Литература

1. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.
2. Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и

Структурно-морфологическая характеристика особей различного онтогенетического состояния *Festuca lenensis*

Онтогенетические состояния	Категория и тип модули	Число накопленных модулей
<i>p</i>	УМ1	1 УМ1 ^I (1–2 ЭМ1)*
<i>j</i>	УМ1	1 УМ1 ^I (3–5 ЭМ1)
<i>im</i>	ОМ1	1 ОМ1 (1 УМ1 ^I (5–6 ЭМ1) + 1–3 УМ1 ^{II} (1–4 ЭМ1))
<i>v</i>	Система ОМ 1	2–10 ОМ1 (1 УМ1 ^I (7–10 ЭМ1) + 4–8 УМ1 ^{II} (5–7 ЭМ1) + 1–10 УМ1 ^{III} (2–5 ЭМ1) + 2–4 УМ1 ^{IV} (1–2 ЭМ1))
<i>g</i>	Система ОМ 2	В зависимости от состояния
<i>ss</i>	Система ОМ 1	То же
<i>s</i>	Система ОМ 1	«

*Формула 1 УМ 1^I (1–2 ЭМ 1): число побегов (УМ 1) I порядка (число метамеров (ЭМ 1) побега).

некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Т. 84, вып. 6. – С. 97–109.

3. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.

4. Гордеева Г.Н. Биоморфологические особенности и структура ценопопуляций *Festuca pseudovina* Hackel ex Wiesb. в Хакасии: Автореф. дис. ... к.б.н. – Новосибирск, 2005. – 15 с.

5. Балдаева Р.А. Биоэкологические особенности, география и таксономия видов рода *Festuca* L. в Байкальской Сибири: Дис. ... к.б.н. – Улан-Удэ, 2000. – 147 с.

6. Скобелева А.А. Онтогенез ломкоколосника дернистого (*Psathyrostachys caespitosa* (Suka-czev) Peschikova) // Онтогенетический атлас растений: Научное издание. Т. VII. – Йошкар-Ола, 2013. – С. 251–260.

7. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.

8. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений: Учебное пособие. – М.: Советская наука, 1952. – 392 с.

9. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – №2. – С. 7–34.

10. Савиных Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис. ... д.б.н. – М., 2000. – 450 с.

11. Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. – М.: Прометей, 2010. – 516 с.

12. Марков М.В. Структура и популяционная биология малолетних растений центра Русской равнины: Автореф. дис. ... к.б.н. – М., 1992. – 35 с.

Поступила в редакцию 24.06.2015