

УДК 581.34:581.151:582.675.3(235.22)

И. И. КОКОРЕВА

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *GYMNOSPERMIUM ALTAICUM* (PALL.) SPACH ЗАИЛИЙСКОГО АЛАТАУ

(Институт ботаники и фитоинтродукции МОН РК, г. Алматы)

Описаны возрастные морфологические особенности *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach в природной популяции. Установлены характерные морфологические признаки для каждого возрастного состояния. Показано распределение разновозрастных особей *Gymnospermium altaicum*, который является также редким краснокнижным видом, в зависимости от условий обитания внутри популяции. Возрастные группы распределяются в зависимости от оптимальности условий обитания (доминируют генеративные особи). Возрастной спектр популяций зависит от режима освещенности местообитаний.

Род *Gymnospermium* Spach (гимноспермиум, голосемянник, отавник) был выделен из рода *Leontice* [1,2] и на сегодняшний день представлен в Казахстане двумя видами, распространение которых приурочено к горным широколиственным лесам: *Gymnospermium altaicum* (Pall.) Spach. в горных лесах Северного Тянь Шаня и Алтая, и *Gymnospermium alberti* (Regel) Takht. в Сырдарьинском Каратау и Западном Тянь-Шане. Оба казахстанских вида занесены в Красную книгу Казахской ССР [3], а *Gymnospermium altaicum* – как редкий вид для флоры СССР [4].

Изучение близкородственных видов *Leontice odessana* и *L. smirnowii* позволило проследить развитие их особей от проростков разного возраста до имматурного растения и изменение формы клубня от цилиндрической до шаровидной по мере развития особей. У взрослых генеративных особей этих видов клубни сплюснены, ширина превышает высоту [5,6]. Формирование клубеньков *Leontice smirnowii* начинается уже в первый год. Особи этого вида находятся в каждой возрастной стадии в течение года. На третий год при переходе в имматурное состояние растения образуют тройчато-рассеченный лист. В генеративное состояние особи леонтицы Смирнова вступают на 5–6-й год, образуя помимо генеративных побегов два прикорневых листа [6]. По данным Т.М. Гольд [5] у генеративных особей *Leontice odessana* из одного клубня образуется от 1 до 6 побегов. У *Leontice smirnowii* также образуются 1–6 генеративных побегов и до 25 прикорневых листьев, в среднем на 10-летний клубень приходится 3–4 генеративных побега и 6–8 прикорневых листьев [6].

Формирование прикорневых листьев и репродуктивных побегов *Leontice smirnowii* происходит в почке возобновления, расположенной в центре небольшого углубления апикальной части клубня. Почка трогается в рост уже в середине сентября, к концу декабря формируются репродуктивные побеги со сформировавшейся осью соцветия, бутонами и листовыми пластинками. Генеративные особи *Leontice smirnowii* начинают вегетацию первыми, опережая вегетативные особи на 6–8 дней. Раскрытие стеблевых листьев и их рост, а также появление на поверхности почвы и развитие прикорневых листьев происходят в период массового цветения. Почти одновременно созревают семена и отмирает надземная масса [6].

Описано анатомическое строение клубней и стебля у *Leontice smirnowii* [7], проведено сравнительное изучение анатомического строения семенных оболочек [8], морфологии пыльцевых зерен [9].

Данные о плотности популяций голосемянника и влиянии на всхожесть семян влажности местообитаний и погодных условий приводит Т. Р. Утяшева [10] для Маркакольской котловины. Нами не обнаружено публикаций, освещающих вопросы онтоморфогенеза, и таких важных показателей, как возрастная структура популяций и возобновление для *Gymnospermium altaicum*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Онторморфологические особенности гимноспермиума алтайского изучались для Заилийского Алатау, где вид встречается на высотах 900–1300 м над ур. м. по склонам северной, северо-

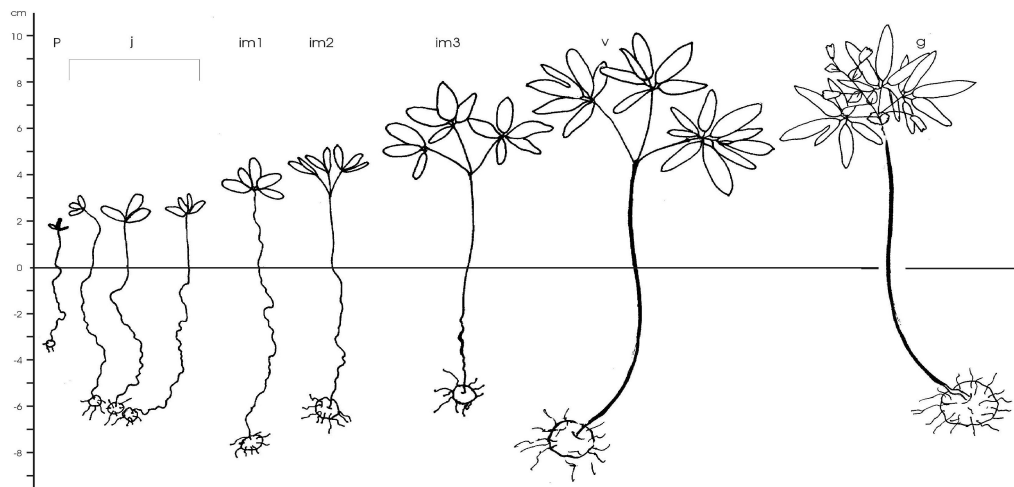


Рис. 1. Возрастные состояния гимноспермиума алтайского

западной и юго-западной экспозиций, являясь сезонным доминантом. Исследуемая популяция находится в ущ. Котур-Булак, на склоне западной экспозиции высоты 1100 м над ур. м. Часть популяции входит в ценоз боярышникового леса (*Crataegus songorica* с примесью *Armeniaca vulgaris*). На момент цветения гимноспермиума (28 марта – 1-я декада апреля) из травянистых видов отмечены *Corydalis glaucescens*, *C. ledebouriana*, *Gagea pseudoerubescence* и *Viola rupestris*, только начинают отрастать *Paeonia anomala*, *Ligularia macrophylla*, *Artemisia vulgaris*, *Fumaria* sp. Часть популяции гимноспермиума входит в кустарниково-разнотравную ассоциацию с *Rosa platyacantha* и единичными кустами *Spiraea hypericifolia*. Из травянистых видов присутствуют те же виды, а также *Iris kolpakowskiana* и *I. albertii*.

Сравнительный анализ морфологических признаков особей разновозрастных групп гимноспермиума проведен согласно общепринятым методикам [11,12], возрастная структура популяций – по Т.А. Работнову [13]. Статистическая обработка данных выполнена общепринятыми методами вариационной статистики [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Отрастание побегов *Gymnospermium altaicum* отмечено в последней декаде марта, сразу после схода снега. Массовое цветение приходится на 1-ю декаду апреля, в это же время происходит дружное появление семян. Пожелтение и увядание листьев, созревание плодов начинаются в середине мая.

Далее приводится описание возрастных групп *Gymnospermium altaicum*

Проростки. Прорастание подземное. На поверхность выносятся уже настоящие листочки длиной 7–9 мм, эллиптические, сидящие на апексе стебля, высота которого колеблется от 3,4 до 5 см. Клубни величиной 2–3 (5) мм расположены на глубине 5–7 см, шаровидные.

Ювенильная. Количество листочков 3–4. Черешки не выражены. Листочки сидят на апексе стебля, высота которого достигает 2–3 см. Длина листочков увеличивается до 8–12 мм. Листовая пластинка некоторых листочков делится на две доли, однако большинство листочков остаются цельными (рис. 1). Диаметр клубня увеличивается до 6–8 мм.

Имматурная. Характерной чертой этой стадии является формирование черешочков длиной 1–2 мм (im1) и последовательное образование настоящих пальчато-раздельных листьев с хорошо выраженными и достаточно длинными (1,5–2 см) листовыми черешками к концу этой стадии (рис. 1, im2, im3). Три листа имеют от двух – трех в начале стадии до пяти листочков в конце. Некоторые листочки рассечены на две – три доли. Высота растений не превышает 10 см. Клубни увеличиваются до 8–9 мм в диаметре.

Виргинильные. Три пальчато-раздельных листа несут по пять (четыре) листочков, многие из которых рассечены на доли. В этой стадии уже хорошо различимы места прикрепления черешков листьев к стеблю, хотя листовые подушечки не выражены как в этой, так и в следующей стадии. Клубни увеличены до 16 мм. Гетерофиллия

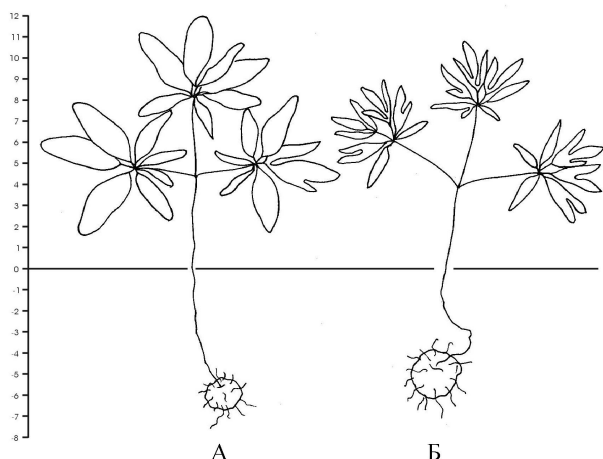


Рис. 2. Виргинильные особи гимноспермиума алтайского оптимального теневого местообитания (А) и открытого (Б) участка

проявляется у растений уже в ювенильной стадии, но чаще подобные листья встречаются у виргинильных и среднегенеративных особей (рис. 2).

Генеративные. В этом состоянии формируются три листа, имеющие от пяти до семи листочков. Листочки также могут быть рассечены на доли. У растений на открытых солнечных местах формируются сложные листья (рис. 3).

Соцветие – кисть, несущая от 4 до 16 цветков, расположенных очередно. Цветонос появляется из своеобразной щели, окруженной двумя листовидными стеблевыми выростами, и расположенной на стебле несколько ниже места формирования листьев. Из этой же точки появляется и одиночный цветок. Около базальной части каждой цветоножки на цветоносе имеется прицветник широко яйцевидной формы. Количество цветков в соцветии не зависит от возраста растения и служит проявлением формового разнообразия. Клубень достигает 20–22 мм в диаметре и имеет несколько сферическую форму.

По основным морфологическим параметрам особи гимноспермиума всех возрастных состояний, растущие в боярышниковом лесу, превышают аналогичные параметры растений открытого местообитания, что указывает на более оптимальные условия для данного вида под пологом деревьев. Вариабельность основных морфологических показателей почти вдвое ниже у растений боярышникового леса, чем у аналогичных показателей для растений открытого места (см. таблицу).

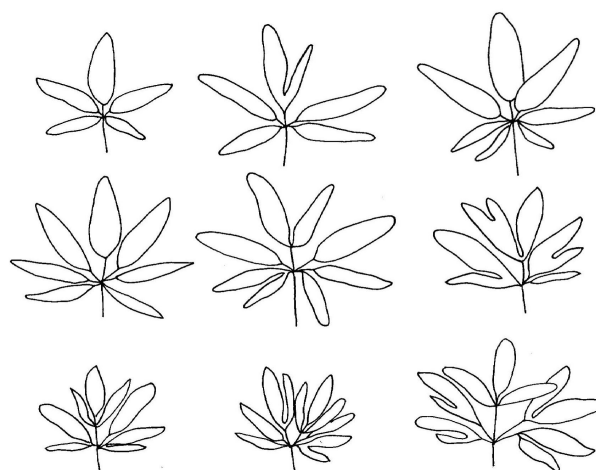


Рис. 3. Изменение листовых пластинок гимноспермиума алтайского при разной освещенности местообитаний: в каждом ряду листья одного растения

Распределение особей разных возрастных групп *Gymnospermium altaicum* выявило преобладание проростков на открытом участке популяции. Под пологом леса, напротив, эта группа представлена всего 5%. На теном участке отмечено значительное увеличение количества виргинильных особей (рис. 4).

Условия освещенности обусловили разностронность возрастных спектров: под пологом леса формируется левосторонний спектр, на открытом участке – правосторонний. Однако на открытом участке происходит быстрая элиминация особей прегенеративных групп, остается менее четвертой части генеративных особей. В целом по популяции наблюдается относительно равномерное распределение особей по возрастным группам. Плотность размещения особей разных возрастных состояний показывает значительную разницу в зависимости от условий обитания вида: более плотное размещение особей прегенеративных состояний гимноспермиума алтайского отмечается для открытого местообитания.

Обобщая полученные данные, можно констатировать, что особенностью ювенильного состояния гимноспермиума алтайского является образование простых листочков без черешков на апексе стебля. Черешки листочков формируются только в иматурной стадии, что и является признаком перехода особей в это возрастное состояние.

В иматурной стадии происходит последовательное формирование трех настоящих паль-

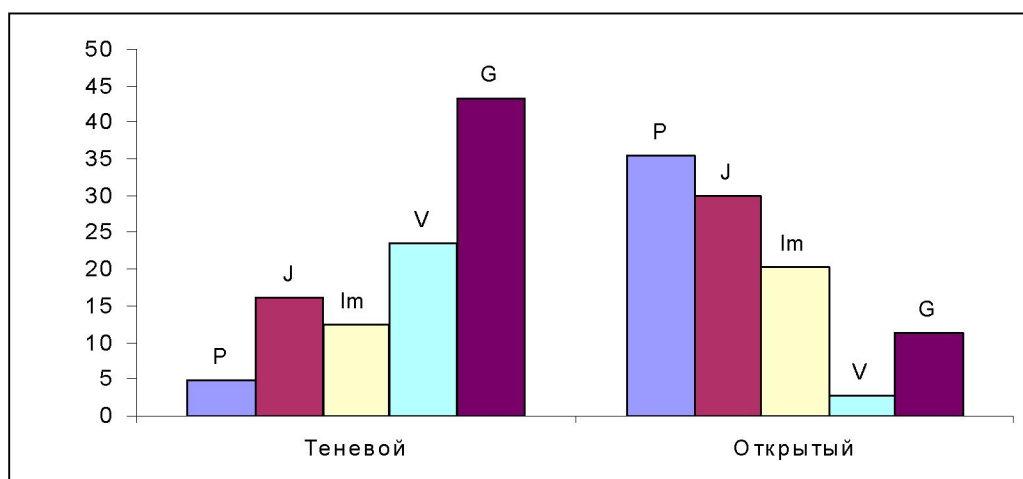


Рис. 4. Соотношение возрастных групп гимноспермиума алтайского на участках разной освещенности

Характеристика основных органов *Gymnospermium altaicum* разных возрастных состояний

Возрастные группы	Высота растений, см		Длина центрального листочка, мм		Количество цветков в соцветии, шт.		Длина соцветия, мм	
	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	Cv,%	M ± m	
Кустарниково-разнотравная ассоциация (открытое местообитание)								
Проростки	3,44 ± 0,21	21,16	9,96 ± 0,43	14,79				
Ювенильная	3,50 ± 0,23	18,95	10,83 ± 0,99	32,80				
Имматурная	6,03 ± 0,17	9,08	17,50 ± 0,79	12,78				
Виргинильная	-	-	-	-				
Генеративная	15,91 ± 0,94	13,18	31,09 ± 1,48	16,52	7,18 ± 0,42	20,46	41,92 ± 0,99	32,98
Боярышниковый лес (под пологом леса)								
Проростки	4,68 ± 0,38	14,76	2,41 ± 0,057	4,14				
Ювенильная	5,01 ± 0,61	21,18	21,29 ± 2,31	18,79				
Имматурная	5,24 ± 0,22	9,45	14,00 ± 1,29	20,70				
Виргинильная	7,76 ± 0,33	14,27	35,60 ± 1,36	12,73				
Генеративная	17,36 ± 0,30	6,23	33,91 ± 0,73	7,11	10,50 ± 0,58	19,24	40,82 ± 2,04	17,29

чато-раздельных листьев, несущих в зависимости от возраста особи и условий обитания разное количество листочков. Большое количество особей с увеличенным числом листочков наблюдается у растений гимноспермиума алтайского в местообитаниях с высокой инсоляцией.

Отмечено формирование двух стеблей из одного клубня гимноспермиума алтайского, но процент встречаемости таких растений очень незначителен.

Цветение и созревание плодов происходят акропетально.

Преобладание генеративных особей гимноспермиума алтайского под пологом леса и более равномерное распределение особей по возрастным группам, а также увеличение основных морфологических показателей у генеративных растений указывают на оптималь-

ность условий обитания для данного вида под пологом деревьев.

ЛИТЕАТУРА

1. Федченко Б.А. Род *Leontice* L. // Флора СССР. М.-Л.: Изд.АН СССР, 1937. Т. VII. С.545-551.
2. Тахтаджян А.Л. О роде *Gymnospermium* Spach. // Бот.журн.1970. Т.55, № 8. С. 1191-1193.
3. Красная книга Казахской ССР. Алма-Ата: Наука, 1981. Ч. 2. Растения. 260 с.
4. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 263 с.
5. Гольд Т.М. О биологии *Leontice odessana* Fisch. в окрестностях Одессы //Бот.журн. 1965. Т.50, № 4. С.565 -568.
6. Штромберг А.Я., Джорбенадзе А.М. Некоторые биологические особенности *Leontice smirnowii* Trautv. // Растительные ресурсы. 1971. Т. VII, вып.3. С.421-424.
7. Анели Н.А., Штромберг А.Я. К анатомическому строению отавника Смирнова // Биологически активные вещества флоры Грузии. Тбилиси, 1967. С. 22-27.