

И.Д. Соколов, В.А. Коваленко, И.А. Коваленко, О.М. Медведь

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ *TULIPA BIEBERSTEINIANA* SCHULT. ET SCHULT.

Tulipa biebersteiniana Schult. et Schult., генеративный период, возраст цветущих растений

Введение

Известны три рациональных подхода к подразделению индивидуального развития (онтогенеза) у растений: 1) по фенологическим фазам, 2) по этапам органогенеза и 3) по периодам [1]. В основе выделения фенологических фаз (фенофаз) лежат видимые морфологические изменения. Выделение этапов органогенеза производится по изменениям, происходящим в конусе нарастания. У растений и животных онтогенез особей от оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти со времен Э. Геккеля, который и предложил термин “онтогенез”, подразделяют также на четыре основных периода: 1) эмбриональный (развитие зародыша), 2) прегенеративный, или молодости, 3) генеративный, или зрелости (период полового размножения, репродуктивный период), 4) старческий, или постгенеративный (до естественной смерти) [2]. В настоящее время ботаники используют также классификацию растений по возрастным группам (возрастным состояниям), объединяющую в определенной мере два подхода к периодизации онтогенеза – по периодам и фенофазам. При этом в генеративном периоде выделяют три возрастные группы: молодые растения – g₁, средневозрастные (зрелые) растения – g₂ и старые растения – g₃ [3, 4, 5].

До последнего времени четкое подразделение цветущих растений *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. на возрастные группы было невозможным вследствие того, что не были найдены диагностические признаки для такого подразделения. Ситуация изменилась после того, как один из авторов настоящей статьи, а именно Коваленко В.А., установил, что остатки цветоносов в луковицах *T. biebersteiniana* сохраняются много лет, столь же долго, как и остатки запасающих чешуй, превратившихся при высыхании в пленчатые оболочки, покровные чешуи. Число оболочек с остатками цветоносов луковиц отражает возраст генеративных растений *T. biebersteiniana*. Наличие или отсутствие остатка цветоноса в пазухе конкретной оболочки – показатель цветения или отсутствия цветения в год формирования из мясистой чешуйки кроющей оболочки.

Цель и задачи исследований

Цель наших исследований – выявление диагностического признака для подразделения цветущих растений *T. biebersteiniana* на возрастные группы. Задачи: изучить количественные и качественные показатели растений генеративного периода.

Объекты и методики исследований

Исследовали цветущие особи одного из экотипов *T. biebersteiniana* [6], того экотипа, который ряд украинских ботаников считают самостоятельным видом *T. quercetorum* (Klok. et Zoz). При изучении *T. biebersteiniana* использовалась обычная методика сбора и обработки материала [7]. В границах г. Луганска, в естественно возникшей в середине 80-х годов прошлого века популяции тюльпана в заброшенной части парка им. Горького откапывались целиком и без нарушений генеративные особи. Для анализа отбирали 100 растений. Возраст особей определяли путем подсчета кроющих оболочек и остатков цветоносов. Определение массы луковиц проводили с точностью до сотой доли грамма.

© Соколов И.Д., Коваленко В.А., Коваленко И.А., Медведь О.М.

Математико-статистический анализ результатов исследования проводился с использованием пакета прикладных программ STATISTICA [8] и программы RASP, разработанной Соколовым И.Д. [9].

Результаты исследований и их обсуждение

По пленчатым кроющим оболочкам луковиц, в пазухах которых сохраняются сухие остатки цветоносов, можно точно выделить возрастные группы цветущих особей *T. biebersteiniana*. Если, например, таких остатков цветоносов в пазухах пленчатых оболочек вообще нет (рис. 1, Ia), то это свидетельствует о том, что данная особь цветет в первый раз (возрастная группа а₁, от прегенеративного периода прошел один год). Здесь в условном обозначении а – первая буква латинского слова annum, переводимого как год. Если в пазухе одной покровной чешуи, прилегающей к потерявшей тургор запасающей чешуе, имеются остатки цветоноса (рис. 1, IIв), то это – луковица возрастной группы а₂ (2 года от прегенеративного периода). Если в пазухе двух последующих покровных оболочек, прилегающих к потерявшей тургор запасающей чешуе, имеются остатки цветоносов (рис. 1, IIIв), то это – луковица возрастной группы а₃ (3 года от прегенеративного периода). Если в пазухе трех последующих кроющих оболочек, прилегающих к потерявшей тургор запасающей чешуе, имеются остатки цветоносов (рис. 1, IVв), то это – луковица возрастной группы а₄ (4 года от прегенеративного периода). Если в пазухе четырех последующих кроющих чешуй, прилегающих к потерявшей тургор запасающей чешуе, имеются остатки цветоносов (рис. 1, Vв), то это – луковица возрастной группы а₅ (5 лет от прегенеративного периода). Если в пазухах пяти последовательных пленчатых покровных оболочек имеются остатки цветоносов прошлых лет (рис. 1, VIв), то это – луковица возрастной группы а₆ (6 лет от прегенеративного периода).

В природе и культуре достигшие репродуктивного возраста тюльпаны цветут не каждый год, а лишь в те годы, когда наземная часть отрастает от хорошо сформированной луковицы замещения. Причины образования в природных условиях мелких, недостаточно сформированных луковиц замещения, вероятно, могут быть разными (неблагоприятные внешние условия, в т. ч. недостаток влаги, повреждение насекомыми и поражение болезнями, вредное антропогенное воздействие и др.).

Из числа отобранных для исследования цветущих в текущем году растений, относящихся к возрастным группам а₃ и а₄, были обнаружены четыре особи, которые в том или ином предыдущем году на цвели, о чем свидетельствует отсутствие остатков цветоноса в пазухе кроющей оболочки (рис. 2, г). Сведения об этих четырех растениях приведены в табл. 1.

Таблица 1. Сведения о четырех растениях генеративного периода, которые в прошлые годы были временно не цветущими.

№ п/п	Возрастная группа	Годы				
		2012	2013	2014	2015	2016
1	а ₃	прегенеративное	прегенеративное	цветущее	не цветущее	цветущее
2	а ₃	прегенеративное	прегенеративное	цветущее	не цветущее	цветущее
3	а ₃	прегенеративное	прегенеративное	цветущее	не цветущее	цветущее
4	а ₄	цветущее	цветущее	не цветущее	не цветущее	цветущее

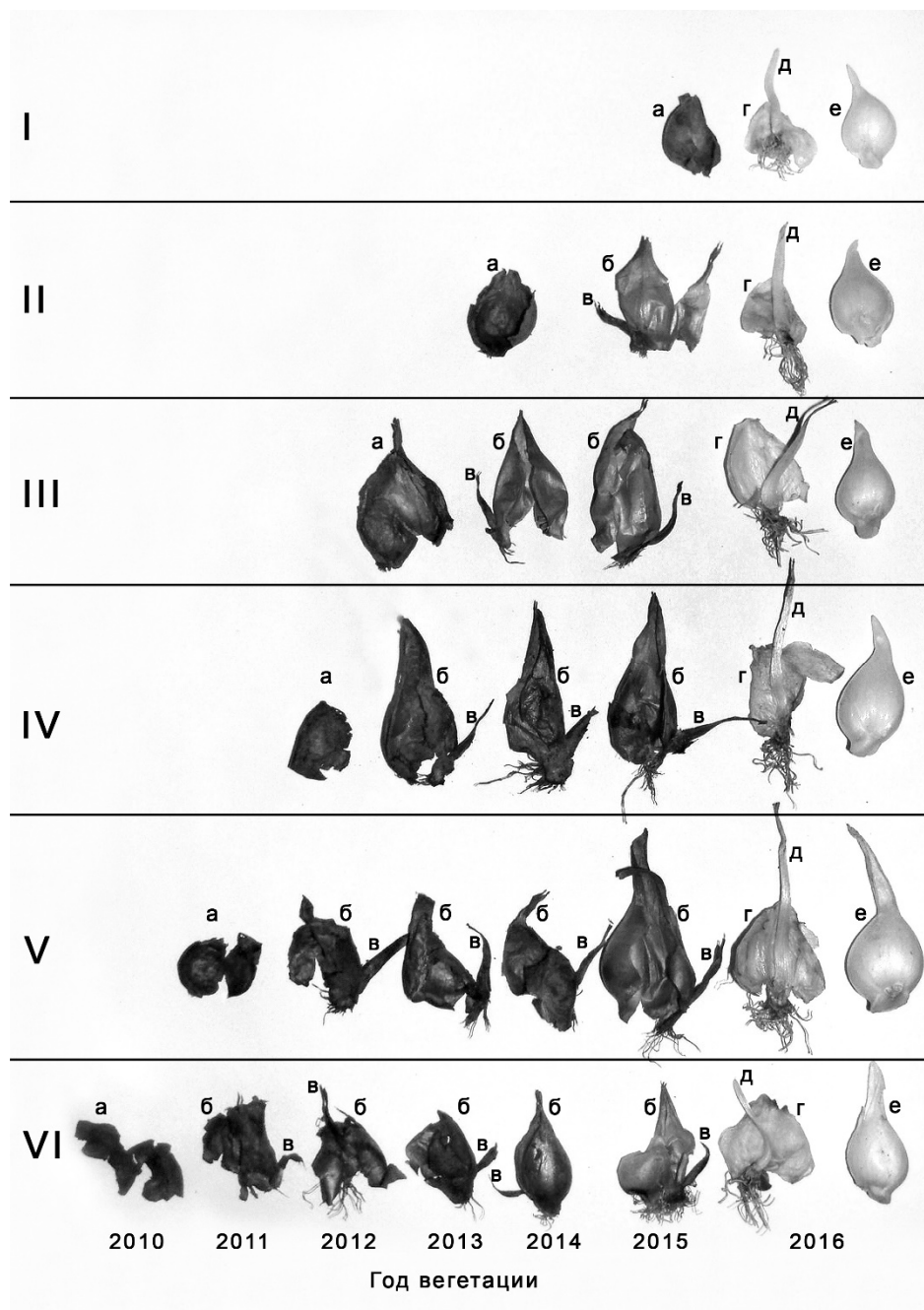


Рис.1. Луковицы и чешуи *T. biebersteiniana* 1–6 года цветения:

I – луковица растения 1-го года цветения, II – луковица растения 2-го года цветения, III – луковица растения 3-го года цветения, IV – луковица растения 4-го года цветения, V – луковица растения 5-го года цветения, VI – луковица растения 6-го года цветения, а – оболочки луковиц прегенеративного периода, б – оболочки луковиц генеративного периода прошлых лет вегетации, в – остатки цветоносов прошлых лет вегетации, г – чешуя текущего года вегетации, д – цветонос текущего года вегетации, е – луковица замещения, сформировавшаяся в текущем году

Fig. 1. Bulbs and scales of *T. biebersteiniana* in the 1st–6th years of flowering:

I – the bulb of the plant in 1st year flowering, II – the bulb of plant in the 2nd year flowering, III – the bulb of plant in 3rd year flowering, IV – the bulb of plant in 4th year of flowering, V – the bulb of plant in 5th year of flowering, VI – the bulb of plant in 6th year of flowering, а – shell bulbs of pregenerative period, б – shell bulbs of generative period of growing season in previous years, в – the remains of stems of previous years' vegetation, г – scales of the current growing season, д – stems of the current year of vegetation, е – bulb replacement is formed in the current year

Особенности строения луковицы особи, которая цвела в 2014 г. и 2016 г., но пропускала цветение в 2015 г., т. е. в 2015 г. была временно не цветущей, иллюстрирует рис. 2.

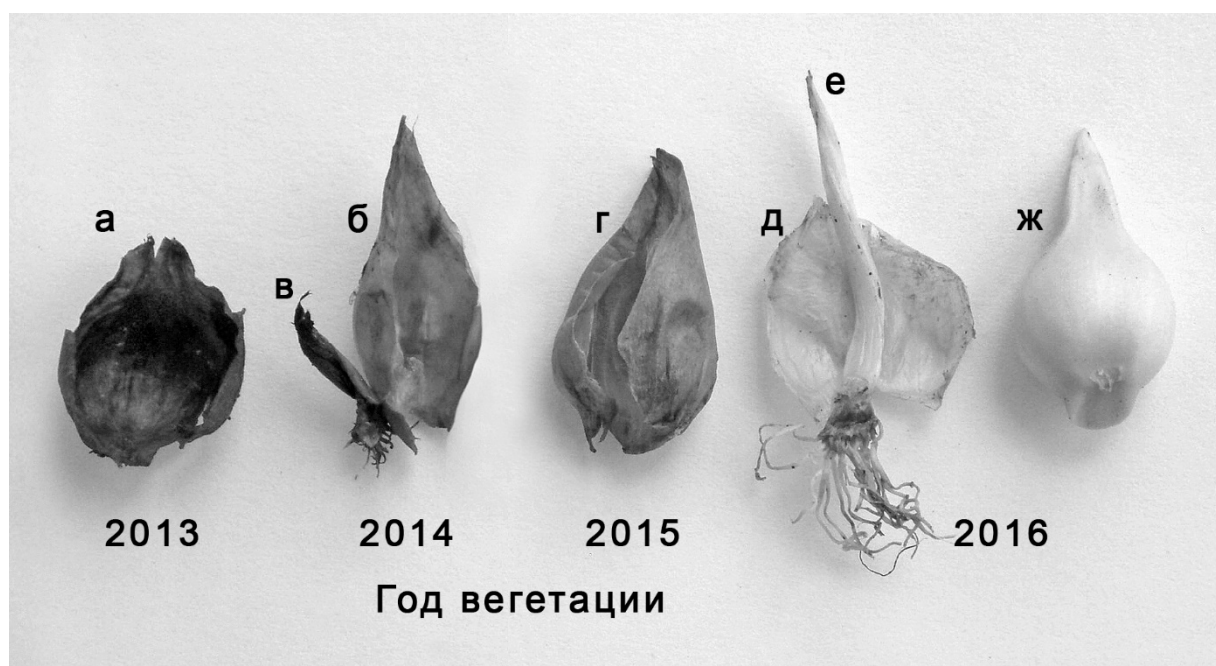


Рис. 2. Луковица временно не цветущего в 2015 году растения *T. biebersteiniana*: а – оболочка луковицы прегенеративного периода, б – оболочка луковицы генеративного периода, в – остатки цветоноса, г – оболочка без остатка цветоноса, д – чешуйка текущего года вегетации, е – цветонос текущего года вегетации, ж – луковица замещения, сформировавшаяся в текущем году

Fig. 2. The bulb of temporarily not blooming plants in 2015 *T. biebersteiniana*: а – shell bulbs of pregenerative period, б – shell bulbs of generative period, в – the remains of the peduncle, г – shell without the rest of the peduncle, д – scales the current year of vegetation, е – stems of the current year of vegetation, ж – bulb replacement is formed in the current year

Эмпирическое распределение частот встречаемости особей разных возрастных групп приведено в табл. 2, а описательные статистики признака «количество лет от прегенеративного периода» – в табл. 3.

Таблица 2. Характеристика цветущих особей различных возрастных групп *T. biebersteiniana*.

Возрастные группы	Количество лет от прегенеративного периода	Частота встречаемости, шт.	Средние значения массы луковиц, г
а ₁	1	7	0,81
а ₂	2	30	0,96
а ₃	3	31	1,15
а ₄	4	24	1,70
а ₅	5	6	2,09
а ₆	6	2	1,60

Эмпирическое распределение одновершинное, близкое к симметричному.

Таблица 3. Элементарные статистики признака «количество лет от прегенеративного периода».

Переменная	Объем выборки, n	Среднее значение, \bar{x}	Дисперсия, s^2	Стандартное отклонение, s	Ошибка средней, m_x
Количество лет от прегенеративного периода	100	2,98	1,25	1,12	0,11

Как видно из табл. 1 и табл. 2, в популяции больше всего особей, цветущих третий раз в жизни ($\bar{x}=2,98\pm 0,11$).

Эмпирическое и построенное по нормальному закону распределения возрастных групп тюльпана представлены на рис. 3.

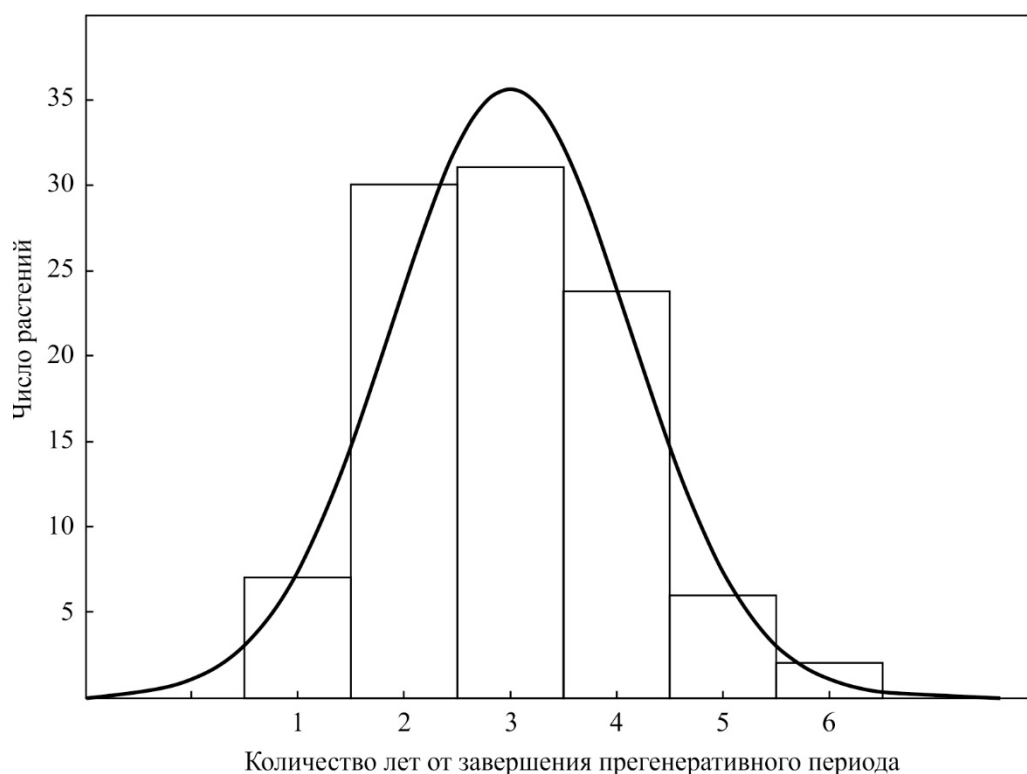


Рис. 3. Эмпирическое и теоретическое (по нормальному закону) распределения возрастных групп цветущих растений

Fig. 3. The empirical and theoretical (according to the normal law) distribution of age groups of flowering plants.

При проверке наблюдаемого распределения на нормальность получили значение критерия $\chi^2 = 2,45$, тогда как стандартные, граничные значения $\chi^2_{st} = \{9,5-13,3-18,5\}$. Различия наблюдаемого и ожидаемого распределений незначимые; $\chi^2 < \chi^2_{st}$ для всех трех уровней значимости. Математическая обоснованность появления нормального распределения состоит в том, что это предельная форма распределения суммы влияний большого числа величин

(переменных, факторов, причин), из которых ни одна из величин сильно “не доминирует” над другими [10].

Возможность безошибочного определения возраста цветущих растений по остаткам цветоносов в луковицах *T. biebersteiniana* открывает перспективы изучения динамики количественных признаков при прохождении генеративного периода онтогенеза. Ниже приводятся результаты нашего исследования массы луковиц.

В результате дисперсионного анализа по признаку “масса луковиц” получено значение F-критерия Фишера, равное 6,83, тогда как $F_{st} = \{2,3-3,2-4,5\}$. Это свидетельствует о том, что различия возрастных групп по массе луковиц максимально значимы ($p < 0,001$).

Зависимость массы луковиц от возраста цветущих растений изучали с помощью парного линейного корреляционного и регрессионного анализа, результаты которого графически представлены на рис. 4.

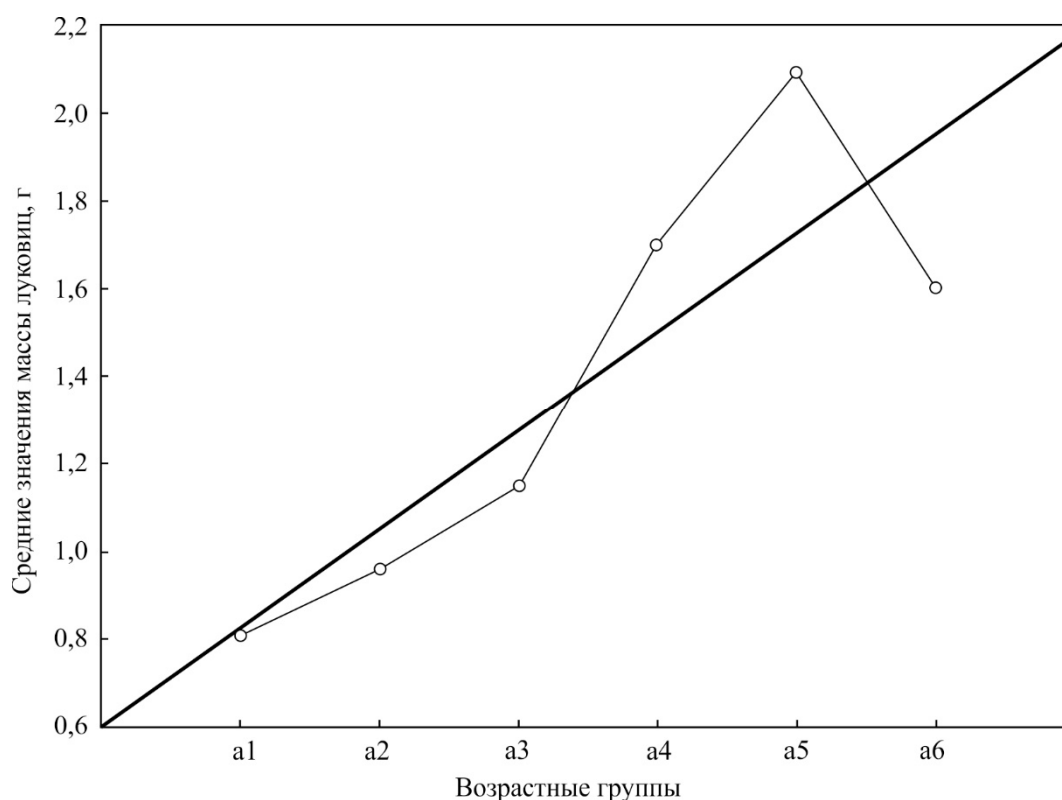


Рис. 4. Связь возраста цветущих растений с массой луковиц

Fig. 4. The relationship of the age of flowering plants and a mass of bulbs

Коэффициент корреляции r высокий и значимый ($r=0,858^*$, $p=0,029$). Коэффициент детерминации $r^2=0,736$. Это значит, что около 74% (0,736) изменчивости особей исследуемой популяции по признаку “масса луковиц” определяются возрастом особей. Чем старше растения, тем более массивные у них луковицы (табл. 2, рис. 4). Как видно из графика, наблюдаемое среднее значение массы луковиц возрастной группы a_6 несколько меньше такового для a_5 (рис. 4). Однако значения оценены всего лишь на двух особях у a_6 и на шести у a_5 (табл. 1). Вследствие малых объемов выборок разность средних a_5 и a_6 незначимая; может быть принята нулевая гипотеза. Вопрос о соотношении массы луковиц в старших возрастных группах нуждается в дополнительных исследованиях.

Дальнейшие исследования изменения во времени количественных признаков у растений генеративного периода развития позволят понять суть процессов, происходящих в этот период.

Для обеспечения преемственности в использовании терминологии и обозначений цветущие растения a_1 и a_2 целесообразно считать относящимися к возрастной группе g_1 (молодые генеративные растения), a_3 и a_4 – к возрастной группе g_2 (средневозрастные генеративные растения), a_5 и a_6 – вероятно, к группе g_3 (старые генеративные растения). В исследованной нами популяции не обнаружены растения, возраст которых семь и более лет от окончания прегенеративного периода (табл. 2). Столь старые особи генеративного периода развития, если они в дальнейшем будут найдены, можно тоже относить к возрастной группе g_3 . В исследованной нами популяции 37% особей возрастной группы g_1 , 55% – группы g_2 и 8% – g_3 . Среди генеративных растений средневозрастные преобладали (55%).

Выводы

Наличие или отсутствие остатка цветоноса в пазухе конкретной оболочки луковицы *T. biebersteiniana* – диагностический признак цветения или отсутствия цветения в прошлые годы. По пленчатым кроющим оболочкам луковиц, в пазухах которых сохраняются сухие остатки цветоносов, можно безошибочно определить возраст цветущих особей в количестве лет от прегенеративного периода. В исследованной популяции *T. biebersteiniana* обнаружены цветущие растения разного возраста, от a_1 (цветущие впервые в жизни) до a_6 (возраст 6 лет от прегенеративного периода). Среди растений a_3 и a_4 найдены четыре особи, которые в предшествующие годы (все четыре в 2015 г., а одно из них – еще и в 2014 г.) пропускали цветение, т.е. были временно не цветущими. Распределение частот встречаемости особей разного возраста одновершинное и может быть аппроксимировано нормальным распределением. В популяции больше всего растений, цветущих третий раз в жизни. Для обеспечения преемственности в использовании терминологии и обозначений растения a_1 и a_2 целесообразно считать относящимися к возрастной группе g_1 (молодые растения), a_3 и a_4 – к возрастной группе g_2 (средневозрастные растения), a_5 и a_6 – к группе g_3 (старые растения).

1. **Соколова Е.И., Чопик В.И.** Аутофитосоэология: прошлое, настоящее и будущее. Луганск: ООО “Виртуальная реальность”, 2010. 326 с.
Sokolova Ye.I., Chopik V.I. Autofitosozologiya: proshloe, nastoyashchee i budushchee [Outfitosozologiya: past, present and future]. Lugansk: Virtualnaya real'nost', 2010. 326 p.
2. **Ригер Р., Михаэлис А.** Генетический и цитогенетический словарь. Пер. с нем. М.: Изд-во “Колос”, 1967. 607 с.
Riger R., Mikhaelis A. Geneticheskiy i tsitogeneticheskiy slovar' [Genetic and cytogenetic dictionary]: per. s nem. Moscow: Izd-vo “Kolos”, 1967. 607 p.
3. **Работнов Т.А.** Определение возраста и длительности жизни травянистых растений // Полевая геоботаника / Под общ. ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. Л.: Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
Rabotnov T.A. Opredeleniye vozrasta i dlitel'nosti zhizni travyanistykh rasteniy [Age determination and length of life herbaceous plants] // Poleyaya geobotanika / Eds. Ye. M. Lavrenko, A.A. Korchagin. Leningrad: Nauka, 1964. Vol. 3. 530 p.
4. **Смирнова О.В.** Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова / отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. 217 с.
Smirnova O.V. Tsenopopulyatsiy rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [The populations of plants (basic concepts and structure)] / O.V. Smirnova, L.B. Zaugolnova, I.M. Yermakova / Ed. A.A. Uranov, T.I. Serebryakova. Moscow: Nauka, 1976. 217 p.
5. **Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. N 2. С. 7–34.
Uranov A.A. Vozrastnoy spektr tsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age range of phytocenosis populations as a function of time and energetic wave processes] // Biol. nauki, 1975. N 2. P. 7–34.

6. **Чопик В.И.** Редкие и исчезающие растения Украины: Справочник. К.: Наук. думка, 1978. 216 с.
Chopik V.I. Redkie i ischezayushchie rasteniya Ukrainy [Rare and endangered plants of Ukraine: guidebook]: spravochnik. Kiev: Nauk. dumka, 1978. 216 p.
7. **Красильников П.К.** Методика полевого изучения подземных частей растений// АН СССР, Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова. Л.: Наука, 1983. 207 с.
Krasil'nikov P.K. Metodika polevogo izucheniya podzemnykh chastey rasteniy [Methods of field study of the underground plant parts] // AN SSSR, Botan. in-t im. V.L. Komarova. Leningrad: Nauka, 1983. 207 p.
8. **Боровиков В.** STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. 2-е изд. С.-Петербург, 2003. 688 с.
Borovikov V. Statistica. Iskusstvo analiza dannykh na kompyutere [The art of data analysis on the computer: For the professionals]: dlya professionalov. 2-e izd. S.-Peterburg, 2003. 688 p.
9. **Соколов И.Д., Шелихов П.В., Наумов С.Ю., Сыч Е.И.** Компьютеризация агрономических и биологических расчетов. Луганск: Элтон-2, 2001. 133 с.
Sokolov I.D., Shelikhov P.V., Naumov S.Yu., Sych E.I. Kompyuterizatsiya agronomicheskikh i biologicheskikh raschetov [Computerization of agronomic and biological calculations]. Lugansk: Elton-2, 2001. 133 p.
10. **Соколов И.Д., Соколова Е.И., Трошин Л.П. и др.** Введение в биометрию. Краснодар: Изд-во Кубанского ГАУ, 2016. 244 с.
Sokolov I.D., Sokolova E.I., Trochin et al. Vvedenie v biometriyu [Introduction to biometrics]. Krasnodar: Izd-vo Kubanskogo GAU, 2016. 244 p.

ГОУ ЛНР «Луганский национальный аграрный университет»

Поступила: 30.06.2016

УДК 582.572.8:581.16

ГЕНЕРАТИВНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ *TULIPA BIEBERSTEINIANA* SCHULT. ET SCHULT.
И.Д. Соколов, В.А. Коваленко, И.А. Коваленко, О.М. Медведь
ГОУ ЛНР «Луганский национальный аграрный университет»

Приведены результаты исследований генеративных растений *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. Установлено, что по пленчатым кроющим оболочкам луковиц, в пазухах которых сохраняются сухие остатки цветоносов, можно безошибочно определить возраст цветущих растений *T. biebersteiniana*.

Ключевые слова: *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult., генеративный период, возраст цветущих растений

UDK 582.572.8:581.16

THE GENERATIVE PERIOD OF DEVELOPMENT OF *TULIPA BIEBERSTEINIANA* SCHULT. ET SCHULT.

I.D. Sokolov, V.A. Kovalenko, I.A. Kovalenko, O.M. Medved
Lugansk National Agrarian University.

The results of studies of generative plants *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. are presented in the paper. The study has shown the possibility of accurate determining the age of plants by the filmy covering of the bulb skins in the axils of which dry residues of stems are retained.

Key words: *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult, generative period, age of flowering plants