

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ВИДОВ ПРИМУЛЫ

PECULIARITIES OF MORPHOGENESIS OF SPECIES
GENUS PRIMULA L.

Интродукция может быть успешной лишь в том случае, когда внутренне обусловленная ритмика жизненных процессов будет соответствовать годичной ритмике погодно-климатических факторов данной местности. Одной из первоочередных задач интродуктора является установление такого соответствия, а если возможно, то и его прогнозирование. Ключи к нему дает изучение морфогенеза монокарпического побега.

Ритм развития и морфогенез некоторых видов примулы изучали в разных аспектах. Наиболее подробные наблюдения за формированием отдельных органов в онтогенезе первоцвета весеннего (*Primula veris* L.) проведены А. П. Пошкурлат (1962) под Москвой в естественном местообитании в течение четырех лет. Цикл развития монокарпического побега первоцвета крупночашечного (*P. macrocalyx* Bunge) описан Ю. А. Дударем (1970) по методике разработанной В. В. Скрипчинским и его сотрудниками в Ставрополье (1970), и отнесен к растениям с двулетним циклом монокарпического побега VIII типа: со значительным разрывом в формировании вегетативных и генеративных органов, дифференциацией зачатков цветков в предзимний период и осенним редукционным делением. Полярно-альпийском ботаническом саду Т. Г. Тамберг (1961) среди числа местных и интродуцированных видов изучила морфогенез цветочного побега примулы Палласа (*P. pallasii* Lehm.). Автор относит этот вид к первой группе растений с особенно ранним развитием, у которых дифференциация конуса нарастания начинается в июне-июле.

В НИИ садоводства Сибири изучение морфогенеза алтайских видов примулы проводилось по следующим направлениям:

- 1 - изменчивость видов по длительности жизни монокарпического побега;
- 2 - сроки и длительность этапов органогенеза, с учетом условий их происхождения.

Сравнение изменчивости сроков наступления первого цветения и регенеранты, полученные на перлитовом субстрате, приживаются в нестерильных условиях очень хорошо (100% приживаемость) и не требуют в первые сроки акклиматизации и в самый критический момент этого процесса повышенной влажности плодоношения при выращивании из семян (длительности цикла монокарпического побега) местной репродукции и полученных из других географических пунктов изучали на 14 видах. Посев семян в ящики проводили в следующие сроки: 24 апреля, 8 мая (в теплице) и 22 мая, 25 июня в условиях открытого грунта. Все образцы после образования второго настоящего листа были распикированы в рассадники в смесь земли, песка и перегноя (2:1:1) по схеме 5x5 см.

Объектами наших наблюдений были 5 видов примулы: 3 вида флоры Алтая, 2 - примула Палласа (*P. pallasii* Lehm.), п. кортузовидная (*P. cortusoides* L.), п. крупночашечная (*P. macrocalyx* Bunge); один вид флоры Д. Востока - п. отклоненная (*P. patens* Turcz.); один вид флоры Тибета - п. мелкозубчатая (*P. denticulata* Smith). Примула Палласа рассматривается как географическая раса средневропейского вида примулы высокой (Буш, 1926).

Пробы для морфологического анализа брали один раз в 10-15 дней по 3-5 растений, выделенных методом моделирования (Еременко, 1971) из 10 растений.

Определяющим фактором в дружности цветения на следующий год после посева является продолжительность периода роста до конца вегетации первого года. У видов секций Эупримула

и Дентикулата и Сиккимензис минимально достаточными оказался период около 4 месяцев (Табл. 1). Удлинение этого периода на 2-4 недели почти не изменило относительного числа цветущих растений. Но сокращение указанного периода примерно на 1 месяц привело к недостаточному развитию растений и не обеспечило закладки зачатков соцветий п. крупночашечной и п. кортузовидной.

Остальные виды секции Эупримула при раннем посеве положительно отреагировали на удлинение срока вегетации и дали цветущих растений от 60 до 97% что значительно больше, чем п. Палласа. В этих же условиях п. опушенная и п. Буллея не цвели совсем.

Среди образцов п. Палласа разного происхождения при одном сроке посева (22 мая) число цветущих растений изменялось от 19,2% у образца полученного из г. Свердловска, 26,7% - из Горно-Алтайска, 63,8% - из Лениногорска. Вид выращенный из семян местной репродукции (г. Барнаул занимал промежуточное положение (49,6%)). Виды лесного происхождения (п. весенняя, п. уральская) при одинаковом сроке посева цветут более дружно, чем виды альпийского, субальпийского и предгорные.

Таблица 1

Влияние срока посева на продолжительность цикла развития монокарпического побега видов примулы

Секция	Вид примулы	Сроки посева	Число дней от посева до конца вегетации	Цветущих растений, %
Euprimula Schott	<i>P. pallasii</i> Lehm	24.04	166	52,7
		22.05	138	49,6
		25.06	104	0
	<i>P. macrocalyx</i> Bge.	24.04	166	96,7
		25.06	104	0
	<i>P. pallasii</i> Lehm. var. <i>clatior</i>	24.04	166	87,5
		<i>P. clatior</i> (L.) Hill	24.04	166
	<i>P. ruprechtii</i> Kusn.	24.04	166	68,2
	<i>P. amoena</i> Duby	24.04	166	60,0
<i>P. uralensis</i>	22.05	138	50,0	
<i>P. veris</i> L.	8.05	152	79,4	
Denticulata Balf.	<i>P. denticulata</i> Smith.	24.04	166	30,3
		8.05	152	45,0
		22.05	138	43,8
		25.06	104	0
Sikkimensis Balf.	<i>P. florindae</i>	24.04	166	30,3
		8.95	152	33,8
		22.05	138	30,0
		25.06	104	0
Cortusoides L.	<i>P. cortusoides</i> L.	8.05	151	32,5
		26.06	103	0
Auricula Dyby	<i>P. x pubescens</i> Jacq	24.04	166	0
Candelabra Balf.	<i>P. bulleana</i> Morr.	24.04	166	0

Следовательно при изучении изменчивости цикла морфогенеза монокарпического побега 13 видов примулы из 6 секций установлена неоднородность состава популяции по срокам зацветания, обусловленным длительностью цикла монокарпического побега. В популяциях п. Палласа, п. мелкозубчатой, п. кортузовидной, п. Флоринды до 50% растений зацвели на второй год после посева, то есть развивались по дициклическому типу и могут быть отнесены

к морфотипу-1 (М-1). При сокращении периода вегетации (поздний срок посева) сосав популяции изменялся в сторону развития по три- или полициклическому типу, то есть растений морфотипа-2 (М-2).

Перспективность и возможность использования разных (по длительности развития побегов) морфотипов в исследованиях на зимостойкость, долговечность, продуктивность, а также в селекции на ускорение или замедление темпов развития, подтверждается в работах Ю. И. Котовой (1973) и В. В. Скрипчинского, Ю. А. Дударя, Вл. В. Скрипчинского и Г. Т. Шевченко (1973).

Для п. Палласа проводились анализы растений с ди- и трициклическими типами монокарпического побега (М-1 и М-2). Было установлено, что у растений М-1 генеративная дифференциация конуса нарастания верхушечной почки побега первого порядка начинается через 2-2,5 месяца после посева, а 2-го порядка - через 10-20 дней после первого побега: при благоприятном режиме ранней весны (апрель-начало мая) переход конуса нарастания верхушечной почки 2-го порядка на III и последующие этапы органогенеза совершаются во второй декаде мая, а в типичные для зоны годы - в первой декаде июня. Цикл развития монокарпического побега (XII этап) завершается в конце июня-начале июля. К концу первого года развития монокарпического побега морфотипа-1 в пазухах его листьев закладывается почка 2-го порядка, уходящая в зиму с конусом нарастания на II этапе органогенеза. Их дифференциация начинается после формирования семян на побеге 1-го порядка. Одновременно с развитием конусов нарастания побегов 2-го порядка к концу вегетации до VII этапа органогенеза, закладываются почки третьего-шестого порядков, доходящие к концу вегетации до II-VII этапов. В ходе органогенеза во второй год роста четко выражена ярусная изменчивость побегов 2-го порядка. В верхнем ярусе побега 1-го порядка дифференциация (III и последующие этапы) начинается на 2-4 декады раньше, чем в нижнем ярусе, и побеги 2-го порядка к концу вегетации доходят до VII этапа, в то время как в нижнем ярусе часть побегов (10-60%) остается на II этапе органогенеза. Ветвление в верхнем ярусе идет до 4-6 порядков, а в нижнем - до 3-го порядка.

У растений морфотипа-2 монокарпический побег первого года жизни зимует с конусом нарастания на II этапе органогенеза (боковые почки не закладываются). Генеративная дифференциация начинается в мае-июне второго года жизни и завершается к концу вегетации на VII этапе. Одновременно формируются побеги 2-го порядка, часть которых (10-18%) развивается по дициклическому типу - к концу вегетации до VII этапа, образуя почки 3-го порядка. Развитие монокарпического побега заканчивается в июне-июле третьего года жизни, причем одновременно цветут еще 1-2 соцветия второго порядка верхнего и нижнего ярусов, которые развивались по дициклическому типу.

Листовая поверхность монокарпического побега М-1 к концу первого года жизни (VII этап органогенеза) формируется из 5-7 развернувшихся листьев (2-3 засохших) и 8 зачаточных. Развитие во второй год вегетации до VII этапа происходит на фоне развертывания всех зачаточных листьев и постепенного усыхания ассимилирующих. Зачаточные листья на побегах 2-го порядка (9-10) образуются в начале вегетации второго года и начинают усиленно расти с переходом побега 1-го порядка на XI-XII этапы и одновременным образованием новых зачаточных листьев. К концу вегетации большая часть зачаточных листьев на побегах 2-го порядка развертывается и частично засыхает. На побегах 3-го порядка образуется до 15-20 зачаточных листьев, которые вместе с оставшимися их аналогами на побегах 2-го порядка обеспечивают цветение монокарпического побега следующего поколения. Рост листьев у растений М-2 происходит в той же последовательности, а число и масса их в расчете на один монокарпический побег, примерно одинаковы с морфотипом-1.

Выявлены особенности органогенеза четырех видов примулы с разными экологическими характеристиками (Табл. 2).

Развитие монокарпического побега видов
примулы в связи с их экологической приуроченностью

Месяц 1991 г.	Декада	Этапы органогенеза на побегах порядков							
		1	2	3	4	1	2	3	4
		П. крупночашечная				П. отклоненная			
Апрель	3	VII	II			VII	II		
Май	1	VII	II			VIII	II		
	2	VIII-IX	II			VIII-IX	II		
	3	IX	II			IX	II		
Июнь	1	X	II			X	II		
	2	XI	II			X	II		
	3	XI	II			XI	II		
Июль	1	XI	II			XI	II		
	2	XI	II			XII	II		
	3	XII	II				II		
Август	1		II				II		
	2		II				II		
	3		III-IV				II-III		
Сентябрь	1		IV-V	II			III-IV	II	
	2		V-VI	II			V-VI	II	
	3		VI-VII	II			VI-VII	II	
Октябрь	1		VIII	II		VII	VII	II	
		П. Палласа				П. мелкозубчатая			
Апрель	3	VII-VIII	II	VII		VII	II, VII	II	
Май	1	IX	II	VIII		VIII-IX	II, VII	II	
	2	IX-X	II	IX		IX-X	II, VIII	II	
	3	X-XI	II	X		IX	II, XI	II	
Июнь	1	XI	II-III, XI	II		XII	II, XII	II	
	2	XII	II-IV, XII	II		XII	II	II	
	3		II-V	II			II	II	
Июль	1	III-V	III-V	II			II	II	
	2		III-VI	II			II	II	
	3		III-VI	II			II-III	II	
Август	1	IV-VI	II, III	II			III-IV	II	
	2		V-II	II, III	II		IV-V	II	
	3		VII	II, III	II		V	II	
Сентябрь	1		VII	II, V	II		V-VII	II, III	II
	2		VII	II, VI	II, III		VII	II, IV	II, III
	3		VII	II, VI	II, VI		VII	II, VII	II, VII
Октябрь	1		VII	II, VII	II, VI		VII	II, VII	II, VII
		П. кортузовидная							
Апрель	3	VIII	II, VII	II					
Май	1	VIII	II, VIII	II					
	2	IX	II, IX	II					
	3	X	II, X	II					
Июнь	1	XI	II, XI	II					
	2	XI	II, XI	II					
	3	XI	II-III, XI	II					
Июль	1	XII	II-III, XII	II					
	2		III-V	II					
	3		V-VI	II					
Август	1		V-VI	II					
	2		V-II	II, III	II				
	3		VI-VII	II, V	II				
Сентябрь	1	VI-VII	II, V	II					
	2	VIII	II, VI	II					
	3	VII	II, VII	II					
Октябрь	1	VII	II, VII	II					

Примечание: У примулы Палласа в середине сентября образовались почки пятого порядка, которые ушли в зиму на II этапе органогенеза. У альпийских и предгорного видов часть почек второго-третьего порядков (около 40%) опережают по темпам органогенеза остальные почки, которые находятся на II этапе (в таблице этапы таких почек отделены запятой).

Оказалось, что внешняя картина формирования зачаточных структур у них на III-XII этапах в основном сходна с п. Палласа, только у п. мелкозубчатой, имеющей соцветие в форме головки, III этап органогенеза и дифференциация цветковых буторков отличаются от остальных видов, имеющих соцветие простой зонтик. По срокам наступления этапов и темпам органогенеза виды примулы отличаются от п. Палласа:

а) у видов лесного происхождения п. крупночашечной и п. отклоненной органогенез верхушечной почки (побега первого порядка) проходит во второй год вегетации почти одинаково по срокам и продолжительности этапов: от VII этапа в третьей декаде апреля до IX (начало цветения) во второй декаде мая и XII (созревание семян) в середине-конце июля. Альпийские виды - п. Палласа и п. мелкозубчатая отличаются более быстрыми темпами органогенеза и проходят тот же цикл от VII до XII этапа с третьей декады апреля до начала - середины июня. Вид предгорной зоны п. кортузовидная занимает промежуточное положение по ходу органогенеза: от VIII этапа в третьей декаде апреля до IX во второй декаде мая и XII в первой декаде июля;

б) у лесного вида п. крупночашечной переход на III-IV этапы конусов нарастания побегов второго порядка проходит в третьей декаде августа - на два месяца позже, чем у п. Палласа. К зиме эти почки доходят до VII этапа. Ветвление идет до побегов третьего порядка, которые к зиме остаются на II этапе. Аналогичная картина наблюдается у лесного вида п. отклоненной. Почки более высоких порядков ветвления у этих видов не образуются;

в) у вида предгорной зоны - п. кортузовидной дифференциация конуса нарастания побегов второго порядка, начавшаяся во второй декаде июня, завершается переходом на VII этап в конце августа. В это же время начинается генеративная дифференциация конусов нарастания части почек третьего порядка и закладываются почки четвертого порядка;

г) у альпийского вида п. мелкозубчатой конусы нарастания побегов второго порядка переходят на III-IV этапы (третья декада июля) аналогично лесным видам, а ветвление идет до четвертого - пятого порядков как у п. Палласа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В популяциях изученных 12 видов примулы выявлены особи, имеющие дициклический тип развития монокарпического побега (морфотип-1) и трициклический тип (морфотип-2). Количество растений морфотипа-1 в популяции - генотипический признак, колеблется у разных видов от 0 (п. опущенная) до 50 (п. Палласа) и 97% (п. крупночашечная), а также в зависимости от условий выращивания.

Генеративная дифференциация конуса нарастания верхушечной почки (III этап органогенеза) растений морфотипа-1 начинается через 2-4 месяца после посева, доходит к концу первого года вегетации до VII этапа и завершается (XII этап) через 13-14 месяцев на второй год вегетации. У растений морфотипа-2 верхушечный конус нарастания остается к концу первого года вегетации на II этапе, во второй год доходит до VII и на третий год (в июне-июле) до XII этапа. Ветвление растений М-1 начинается в первый год вегетации и доходит к концу цикла до 3-6-го порядков; у М-2 аналогичный процесс идет со сдвигом в один год.

Сроки перехода к генеративной дифференциации, способность к ветвлению и дифференциации на более высоких порядках, а также степень сформированности цветков на VII этапе органогенеза определяются в первую очередь наследственностью видов и во вторую - степенью оптимизации ведущих факторов к которым адаптировано растение. Альпийские

виды примулы экологически более пластичны, они переходят к генеративной дифференциации при большем диапазоне температур, чем лесные, последним для этого необходимо больше тепла.

ЛИТЕРАТУРА

- Буш Н. Флора Сибири и Дальнего Востока. - Л., 1926. - Т. 8. - С. 203.
- Еременко Л. Л. Методика моделирования при морфофизиологическом анализе разветвленных овощных растений. - Новосибирск, 1975. - 23 с.
- Котова И. Ю. Скороспелость декоративных многолетников и их семеноводство // Зеленое строительство. - Киев: Урожай, 1978. - С. 36-44.
- Пошкурлат А. П. Анализ ритма развития первоцвета весеннего // Бот. журн., 1962. - Т. 47.-
N 2.- С. 262-267.
- Скрипчинский В. В., Дударь Ю. А., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Т. Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпического побега и ритмов сезонного развития травянистых растений // Морфогенез растений. Часть II. Тр. Ставроп. НИИ сельского х/ва. Вып. 10.- Ставрополь, 1970. - С. 25-56.
- Скрипчинский В. В., Дударь Ю. А., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Г. Морфогенез монокарпических побегов многолетних растений в связи с их интродукцией // Успехи интродукции растений. - М.: Наука, 1973. - С. 114-127.
- Тамберг Т. Г. Некоторые данные по морфогенезу цветочного побега травянистых многолетников // Морфогенез растений. - М.: Изд-во МГУ, 1961. - Т.2. - С. 158-161.

SUMMARY

This work represents three-year results of morphological analysis of the plants, grown in culture. In dependence on the monocarpic sprout lifetime, plants of 14 species genus *Primula* L. are divided into two groups: with two-year and three-year cycle of sprout growth. Characteristics of sprout morphogenesis are given for each group, including the scheme of the process of organogenesis, depending on the weather conditions of the year. For *P. Pallasii* differentiation of vegetative cone of the top sprout bud of the first order of didipic plants begins in 2-2,5 months after the planting, three-dipic - in 13-14 months. In favorable regime early in spring (April - beginning of May), the transition of the top bud vegetative cone of the second order to that of the third one, and the following stages of organogenesis take place during the second decade of May (1988), and in years typical for the zone (1987, 1990) - in the first decade of June. Simultaneously with the development of sprout vegetative cone of the second order, buds of the third-sixth order appear at the end of vegetation up to the seventh stage of organogenesis. They reach the second-seventh stages at the end of vegetation. The cycle of development of monocarpic sprout (XII stage) is completed at the end of June - at the beginning of July.

As for forest species *Primula* L., branching inside the bud is carried out up to the 2-nd order, and for the Alp species - up to the 3-5-th order.