ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА БЕЛОЗОРА БОЛОТНОГО В НЕРУССО-ДЕСНЯНСКОМ ПОЛЕСЬЕ

А. В. Горнов
Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»

Белозор болотный (*Parnassia palustris* L.) – редкий вид, обитающий на влажных лугах. В настоящее время плотность ценопопуляций белозора болотного сокращается (Grootjans et al., 2002), в т. ч. в Брянской области (Федотов, Евстигнеев, 1999; Евстигнеев, Федотов, 2005). В связи с этим необходимо изучить состояние популяций белозера болотного и рекомендовать его для внесения в Красную книгу области. Основа для оценки состояния ценопопуляции любого вида – изучение его индивидуального развития в разных ценотических условиях (Ценопопуляции …, 1988; Жукова, 1995; Смирнова, Торопова, 2001). В работе поставлена цель – описать онтогенез белозора болотного в разных ценотических условиях.

Материал собран в 2005-2007 гг. на влажных травяно-гипновых лугах Неруссо-Деснянского Полесья (юго-восточная часть Брянской области). В ботанико-географическом плане район принадлежит Полесской подпровинции Восточноевропейской широколиственной провинции (Растительность …, 1980). Онтогенетические состояния выделены на основе 14 биометрических показателей (таблица) и биологических признаков: наличие листа ювенильного, полувзрослого или взрослого типа. При описании онтогенетических состояний использовался опыт предшествующих исследователей (Османова и др., 2002). Всего проанализировано 318 особей.

Онтогенез белозора изучен в сообществах двух типов: 1) на лугах с высоким проективным покрытием трав (80-100 %); 2) на лугах с низким проективным покрытием трав (40-60 %).

Онтогенетические состояния белозора болотного на лугах с высоким проективным покрытием трав

В онтогенетическом развитии белозора болотного, обитающего на лугах с высоким проективным покрытием трав, выделено 8 онтогенетических состояний.

Семена ***(se)*** белозора болотного мелкие. Они практически лишены питательных веществ (Жизнь …, 1981). В одной коробочке может сформироваться 400-450 семян (Работнов, 1950). Масса одного семени составляет всего 0,00003 г (Подымов, Суслов, 1990). Диссеменация начинается с середины августа и заканчивается в конце вегетационного сезона. Созревшая коробочка раскрывается четырьмя створками. При раскачивании стебля ветром из нее вылетают семена. Генеративные побеги с коробочками скусываются некоторыми копытными (Корочкина, 1974). Следовательно, можно предположить, что семена также разносятся этими животными.

Проростки ***(p)*** развиваются на нарушениях напочвенного покрова, создаваемых роющими животными или человеком. Они формируются при надземном прорастании и представляют собой очень небольшие растения высотой 0,3-0,6 см (рис. 1 А, *p*). Побег проростков состоит из короткого гипокотиля, несущего супротивно расположенные почти округлые семядоли 0,1-0,2 см длиной и 0,1-0,2 см шириной. Семядоли сидят на коротких черешках, между которыми

расположена верхушечная почка. Корневая система представлена главным корнем. Он достигает 2,0 см длины.

Ювенильные растения (*j*) формируются через несколько недель после прорастания. Для них характерен розеточный побег высотой 0,7-4,0 см (рис. 1 А, *j*; таблица). Он несет 2-3 листа ювенильного типа. Лист ювенильного типа состоит из сердцевидной пластинки и небольшого черешка. Длина черешка в три раза превышает длину пластинки. Семядоли постепенно желтеют и отмирают. В основании побега закладывается одна почка возобновления. Корневая система представлена главным корнем, который достигает 4,5 см длины.

Розеточный побег **имматурных особей (*im*)** высотой 4,0-10,0 см развивается этим же летом (рис. 2 А, *im*; таблица). Он несет 2-5 листьев полувзрослого типа. Лист полувзрослого типа отличается от листа ювенильного типа большими размерами пластинки и черешка. Длина черешка в 5-6 раз превышает длину пластинки. Подземная часть растения представлена коротким ортотропным корневищем. Корневище достигает 1,5 см длины. Для него характерна веретеновидная форма: дистальная часть шире, чем проксимальная. На корневище расположено 2-6 придаточных корня, длина которых может быть до 7 см. Главный корень продолжает функционировать, но он в два раза короче придаточных. В основании побега формируется одна почка возобновления. В следующем году из нее разовьется новый розеточный побег. Побег этого года отмирает в конце вегетационного периода. На его месте остается «пенек» - распадающееся основание отмершего надземного побега.

У **виргинильных растений (*v*)** формируются розеточный побег высотой 8,0-15,0 см (рис. 3 А, *v*; таблица). Он несет 3-6 листьев взрослого типа. Лист взрослого типа отличается от листа полувзрослого типа большими размерами пластинки и черешка. Веретеновидное ортотропное корневище состоит из двух годичных приростов и достигает длины 2,5 см. Годичные приросты определяются по «пенькам», остающихся на месте функционирования побегов прошлых лет. На корневище расположено 8-12 придаточных корней длиной до 11 см. В основании побега формируется одна или две почки возобновления. В следующем году из наиболее развитой почки появится новый розеточный побег.

Генеративный (*g*) период представлен растениями трех онтогенетических состояний. Цветет белозор болотный с конца июля до конца августа. На генеративном побеге формируется один довольно крупный белый цветок с темными жилками на лепестках. Опыляется насекомыми из семейства сирфидиевых (*Syrphidae*) (Жизнь …, 1981). Их привлекают разросшиеся стаминодии. Плодоношение начинается в конце августа и продолжается почти всю осень. Плод – одногнездная многосемянная коробочка.

У **молодых генеративных особей (g_1)** формируется 1-2 удлиненных генеративных побега высотой 20,0-30,0 см (рис. 4 А, g_1; таблица). На каждом генеративном побеге расположены стеблеобъемлющий лист и белый цветок диаметром 1,5-2,0 см. В основании генеративных побегов находятся 2-5 прикорневых розеточных листьев взрослого типа. Веретеновидное ортотропное корневище состоит из 2-3 годичных приростов и достигает 3 см длины. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. Поэтому, начиная с g_1 онтогенетического состояния, нельзя определить абсолютный возраст особей по числу годичных приростов. На корневище

расположено 10-17 придаточных корней длиной до 15 см. В основании побега формируется одна или две почки возобновления.

Для **зрелых генеративных растений** (***g_2***) характерно 2-5 удлиненных генеративных побега высотой 30,0-40,0 см (рис. 5 А, g_2; таблица). Каждый генеративный побег несет стеблеобъемлющий лист и белый цветок диаметром 2,0-3,0 см. В основании генеративных побегов расположено 2-6 прикорневых розеточных листа взрослого типа. Веретеновидное ортотропное корневище состоит из 2-3 годичных приростов и достигает длины 3,5 см. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. На корневище расположено 15-20 придаточных корней длиной до 20 см. В основании побега формируется 2-4 почки возобновления.

Старые генеративные особи (***g_3***) формируют 4-12 удлиненных генеративных побега высотой 40,0-50,0 см (рис. 6 А, g_3; таблица). На каждом генеративном расположены стеблеобъемлющий лист и белый цветок диаметром 3,0-3,5 см. В основании генеративных побегов находятся 4-10 прикорневых розеточных листа взрослого типа. Веретеновидное ортотропное корневище состоит из 3-4 годичных приростов и достигает длины 4,5 см. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. На корневище расположено 20-30 придаточных корней длиной до 20 см. В основании побега формируется 3-5 почек возобновления.

Онтогенетические состояния белозора болотного на лугах с низким проективным покрытием трав

В онтогенетическом развитии белозора болотного, обитающего на лугах с низким проективным покрытием трав, так же выделено 8 онтогенетических состояний.

Ниже описание онтогенетических состояний начинается с проростков, поскольку развитие семян не определяется проективным покрытием трав.

Проростки ***(p)*** развиваются на нарушениях напочвенного покрова, создаваемых роющими животными или человеком. Они формируются при надземном прорастании и представляют собой небольшие растения высотой 0,4-0,6 см (рис. 1 Б, *p*). Побег проростков состоит из короткого гипокотиля, несущего супротивно расположенные почти округлые семядоли 0,1-0,2 см длиной и 0,1-0,2 см шириной. Семядоли сидят на черешках, между которыми расположена верхушечная почка. Корневая система образована главным корнем. Он достигает 2,0 см длины.

Ювенильные растения (***j***) формируются через несколько недель после прорастания. Для них характерен розеточный побег высотой 1,0-4,0 см (рис. 1 Б, *j*; таблица). Он несет 2-4 листа ювенильного типа. Лист ювенильного типа состоит из сердцевидной пластинки и небольшого черешка. Длина черешка в три раза превышает длину пластинки. Семядоли постепенно желтеют и отмирают. В основании побега закладывается одна почка возобновления. Корневая система представлена главным корнем, который достигает 5,0 см длины.

Розеточный побег **имматурных особей** (***im***) высотой 5,0-10,0 см развивается этим же летом (рис. 2 Б, *im*; таблица). Он несет 2-5 листьев полувзрослого типа. Лист полувзрослого типа отличается от листа ювенильного типа большими размерами пластинки и черешка. Подземная часть растения представлена коротким веретеновидным ортотропным корневищем. Оно достигает 1,5 см длины. На корневище расположено 3-6

придаточных корня до 8,0 см длиной. Главный корень продолжает функционировать, но он в два раза короче придаточных. В основании побега формируется одна почка возобновления. В следующем году из нее разовьется новый розеточный побег.

У **виргинильных растений** (*v*) формируются розеточный побег высотой 10,0-15,0 см (рис. 3 Б, *v*; таблица). Он несет 3-6 листьев взрослого типа. Лист взрослого типа отличается от листа полувзрослого типа большими размерами пластинки и черешка. Веретеновидное ортотропное корневище состоит из двух годичных приростов и достигает длины 2,5 см. На нем расположено 10-17 придаточных корней длиной до 14 см. В основании побега формируется одна или две почки возобновления.

Генеративный (*g*) период представлен растениями трех онтогенетических состояний.

Молодые генеративные особи (g_1) формируют 2-3 удлиненных генеративных побега высотой 40,0-50,0 см (рис. 4 Б, g_1; таблица). На каждом генеративном побеге расположены стеблеобъемлющий лист и белый цветок диаметром 2,0-3,0 см. В основании генеративных побегов находятся 2-5 прикорневых розеточных листьев взрослого типа. Веретеновидное ортотропное корневище состоит из 2-3 годичных приростов и достигает 4 см длины. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. На корневище расположено 15-25 придаточных корней длиной до 17 см. В основании побега формируется одна или две почки возобновления.

У **зрелых генеративных растений** (g_2) развивается 2-6 удлиненных генеративных побега высотой 50,0-65,0 см (рис. 5 Б, g_2; таблица). Каждый генеративный побег несет стеблеобъемлющий лист и белый цветок диаметром 2,5-3,5 см. В основании генеративных побегов расположено 3-7 прикорневых розеточных листа взрослого типа. Веретеновидное ортотропное корневище состоит из 3-4 годичных приростов и достигает длины 5 см. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. На корневище расположено 21-34 придаточных корней длиной до 24 см. В основании побега формируется 3-4 почки возобновления.

Старые генеративные особи (g_3) формируют 5-14 удлиненных генеративных побега высотой 50,0-75,0 см (рис. 6 Б, g_3; таблица). На каждом генеративном расположены стеблеобъемлющий лист и белый цветок диаметром 3,0-4,0 см. В основании генеративных побегов находятся 7-14 прикорневых розеточных листа взрослого типа. Веретеновидное ортотропное корневище состоит из 3-4 годичных приростов и достигает длины 5,5 см. Прирост, расположенный на базальном конце корневища, наполовину отмерший. На нем расположено 28-42 придаточных корней длиной до 26 см. В основании побега формируется 3-6 почек возобновления.

Заключение

При помощи концепции дискретного описания онтогенеза для белозора болотного выделены 8 онтогенетических состояний. Семена мелкие расположены в коробочке. Они прорастают весной близи материнских растений в нарушениях напочвенного покрова. Проростки – небольшие растения с округлыми семядолями. У *j* особей формируется розеточный побег с листьями ювенильного типа. Растения *im* онтогенетического состояния отличаются наличием листьев полувзрослого типа и веретеновидного ортотропного корневища. Для *v* особей характерны листья взрослого типа. Особи

прегенеративного периода, произрастающие на лугах с высоким проективным покрытием трав практически не отличаются от особей, обитающих на лугах с низким покрытием. Возможно, это определяется тем, что молодое поколение белозора обычно развивается на нарушениях напочвенного покрова. Вероятно, время восстановления травяного совпадает с моментом перехода *v* особей в генеративный период. У растений генеративного периода отмечена размерная поливариантность онтогенеза, вызванная разным проективным покрытием трав: особи, сформированные в сомкнутом травяном покрове, характеризуются меньшими размерами генеративных побегов и меньшим диаметром цветков; особи, растущие на разреженных участках, отличаются удлиненными генеративными побегами и большим диаметром цветков.

Жизнь растений // Под редакцией А. Л. Тахтаджяна. Том 5 (2). М.,1981. 512 с.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Корочкина Л.Н. Вопросы реакклиматизации зубров и ёмкость кормовых угодий Беловежской пущи. Беловежская пуща. Минск. 1974. Вып. 8. С. 118 – 133.

Османова Г.О., Шивцова И.В., Иванова Т.В. Онтогенез белозора болотного (*Parnassia palustris* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. III.- Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. - С.176-181.

Подымов А. И., Суслов Ю. Д. Лекарственные растения Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1990. 188 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7-204.

Федотов Ю. П., Евстигнеев О. И. Сосудистые растения заповедника "Брянский лес" (аннотированный список видов) / Под ред. С. Р. Майорова. Сер. Флора и фауна заповедников. М., 1999. Вып. 79. 70 с.

Евстигнеев О. И., Федотов Ю. П. Находки редких видов растений Брянской области в 2005 году // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Вып. 1. Трубчевск, 2005. С. 18-29.

Смирнова О. В., Торопова Н. А. Общие представления популяционной биологии и экологии растений // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М., 2004. С. 154-164.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

A.P. Grootjans, J.P. Bakker, A.J.M. Jansen & R.H. Kemmers. Restoration of brook valley meadows in the Netherlands // Hydrobiologia. 2002. Vol. 478. P. 149-170.

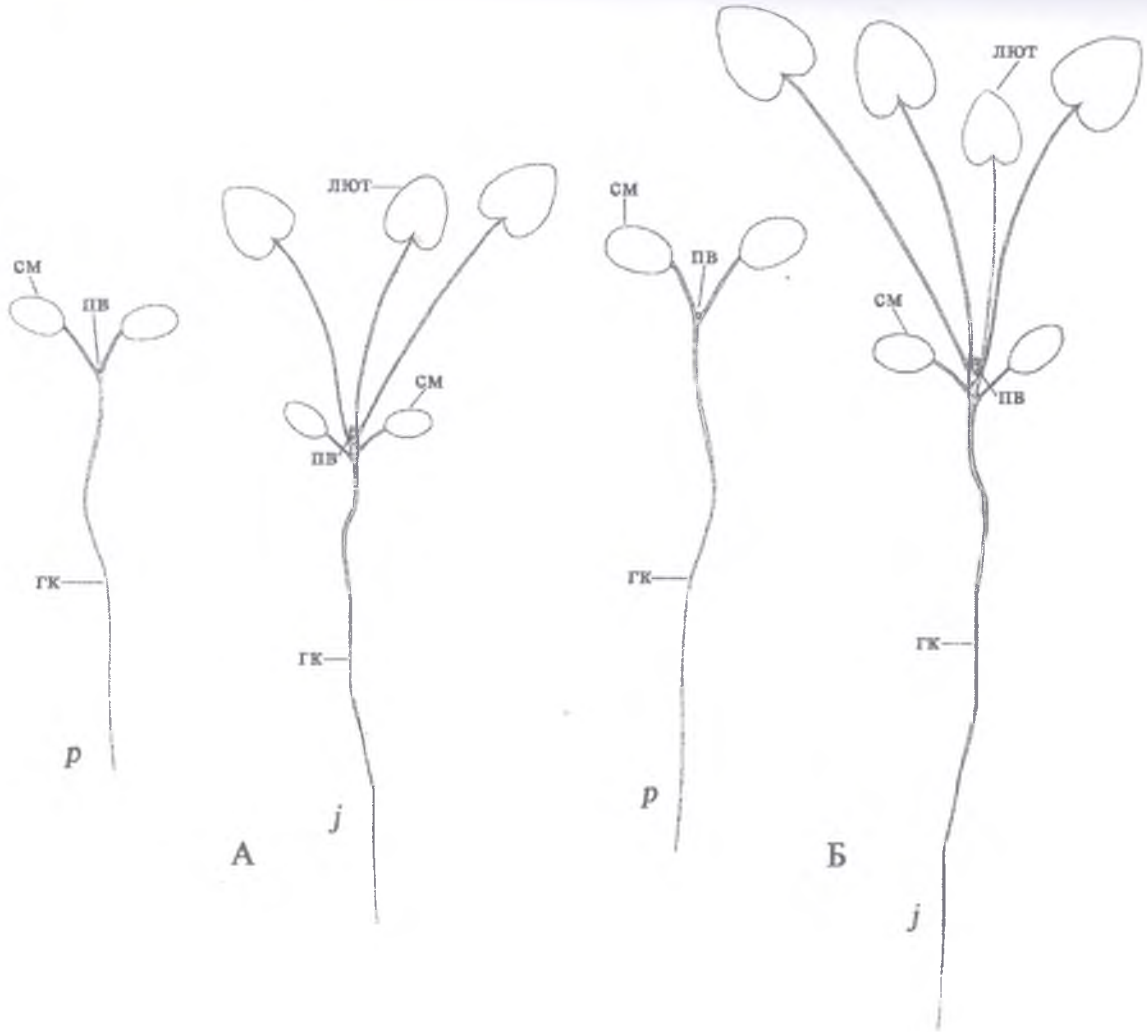

Рис. 1. Онтогенетические состояния белозора болотного в сообществах с высоким (А) и с низким (Б) проективным покрытием трав. Прегенеративный период: *p* – проросток, *j* – ювенильное.
Обозначения: см – семядоля, пв – почка возобновления, гк – главный корень, лют – лист ювенильного типа.

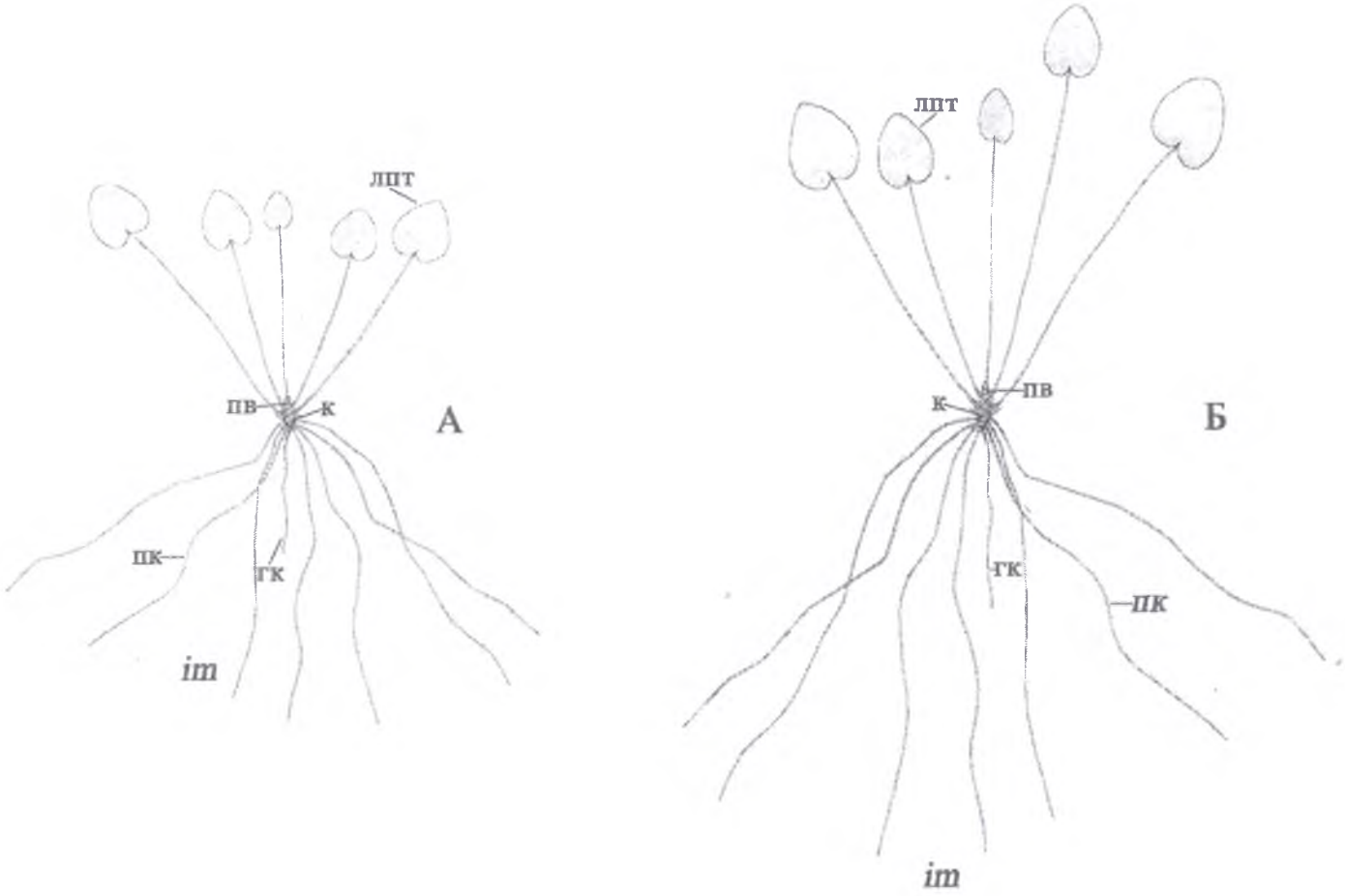

Рис. 2. Имматурное (*im*) онтогенетическое состояние белозора болотного в сообществах с высоким (А) и низким (Б) проективным покрытием трав. Обозначения: пв – почка возобновления, гк – главный корень, лпт – лист полувзрослого типа, лвт – лист взрослого типа, к – корневище, пк – придаточный корень, пн – «пенек».

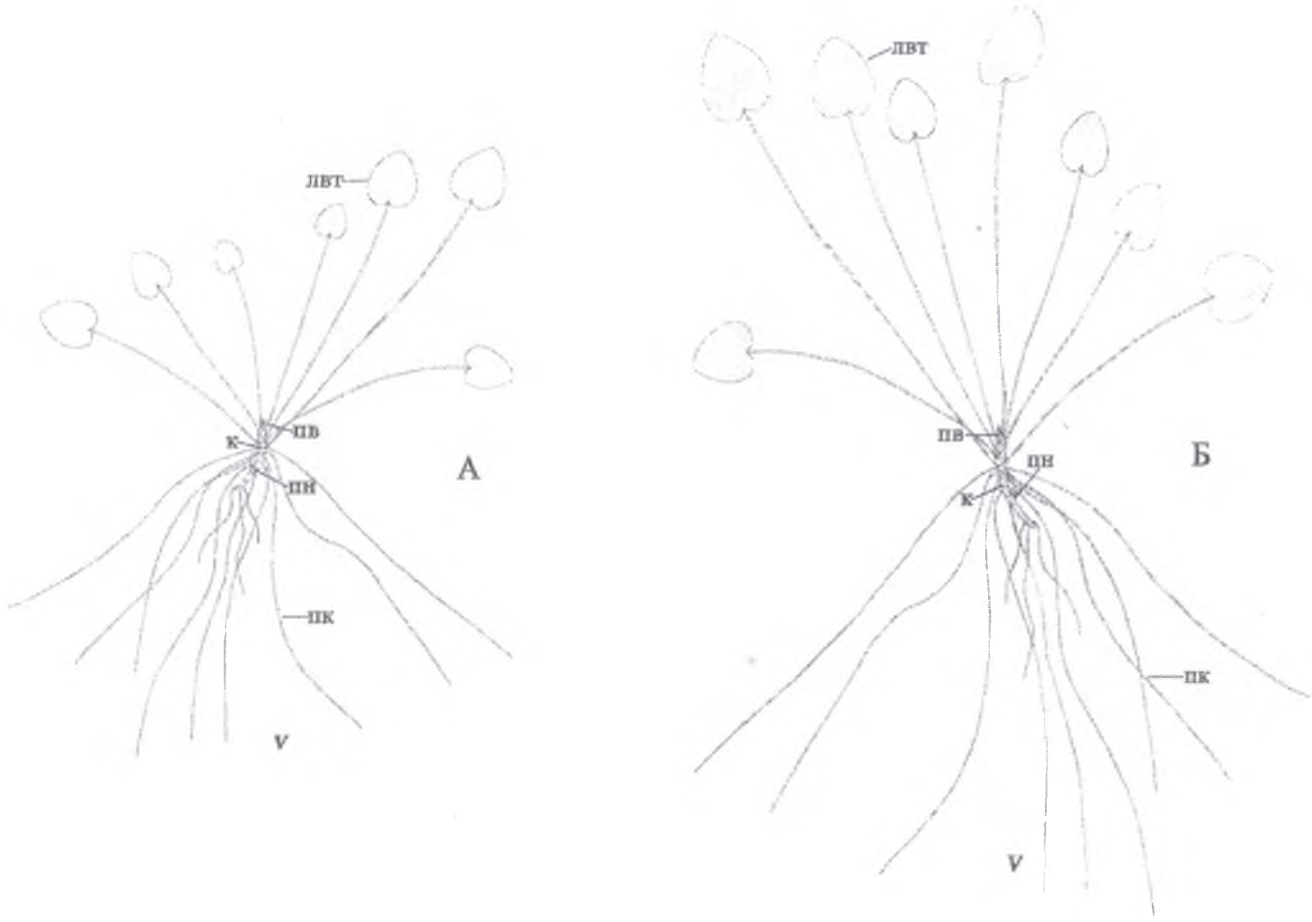

Рис. 3. Виргинильное (*v*) онтогенетическое состояние белозора болотного в сообществах с высоким (А) и низким (Б) проективным покрытием трав. Обозначения: пв – почка возобновления, гк – главный корень, лпт – лист полувзрослого типа, лвт – лист взрослого типа, к – корневище, пк – придаточный корень, пн – «пенек».

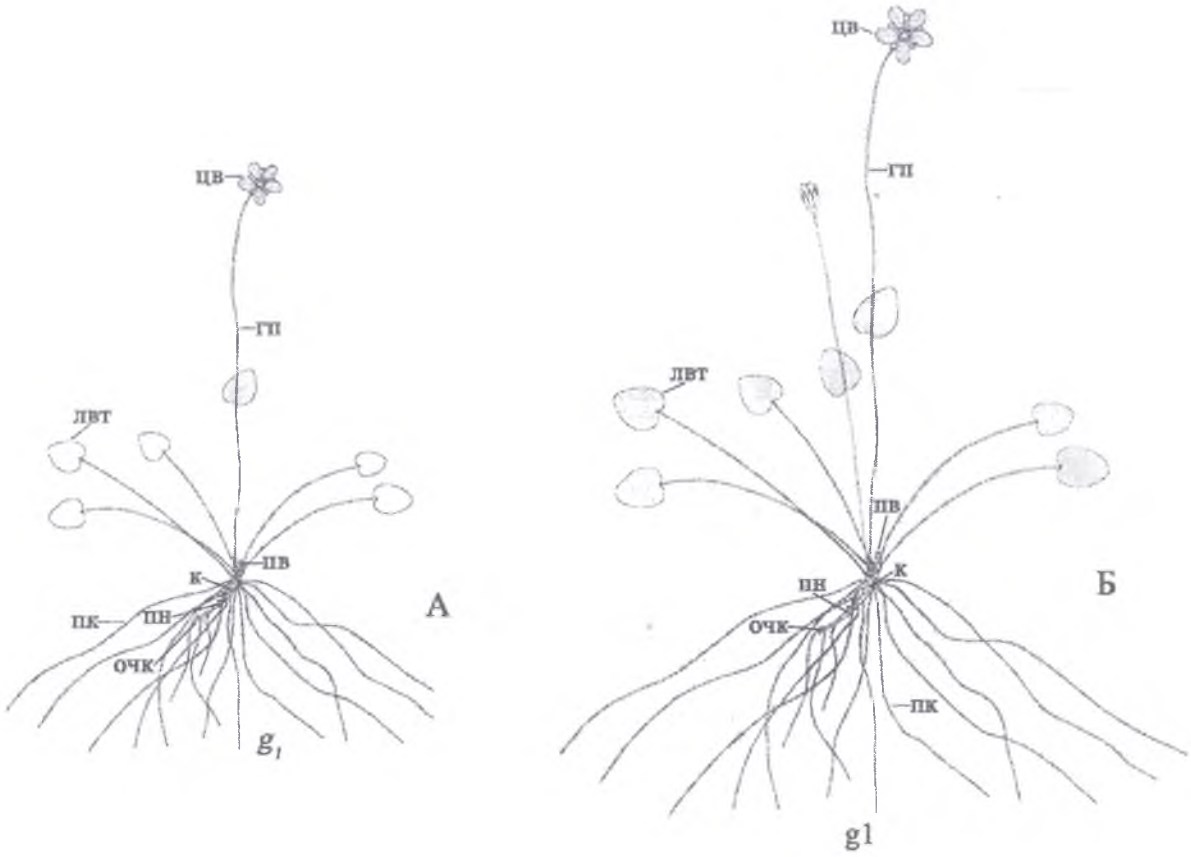

Рис. 4. Молодое генеративное (g_1) состояние белозора болотного в сообществах с высоким (А) и низким (Б) проективным покрытием трав. Обозначения: пв – почка возобновления, к – корневище, пк – придаточный корень, пн – «пенек» от прошлогоднего надземного побега, очк – отмершая часть корневища, лвт – лист взрослого типа, цв – цветок, гп – генеративный побег.

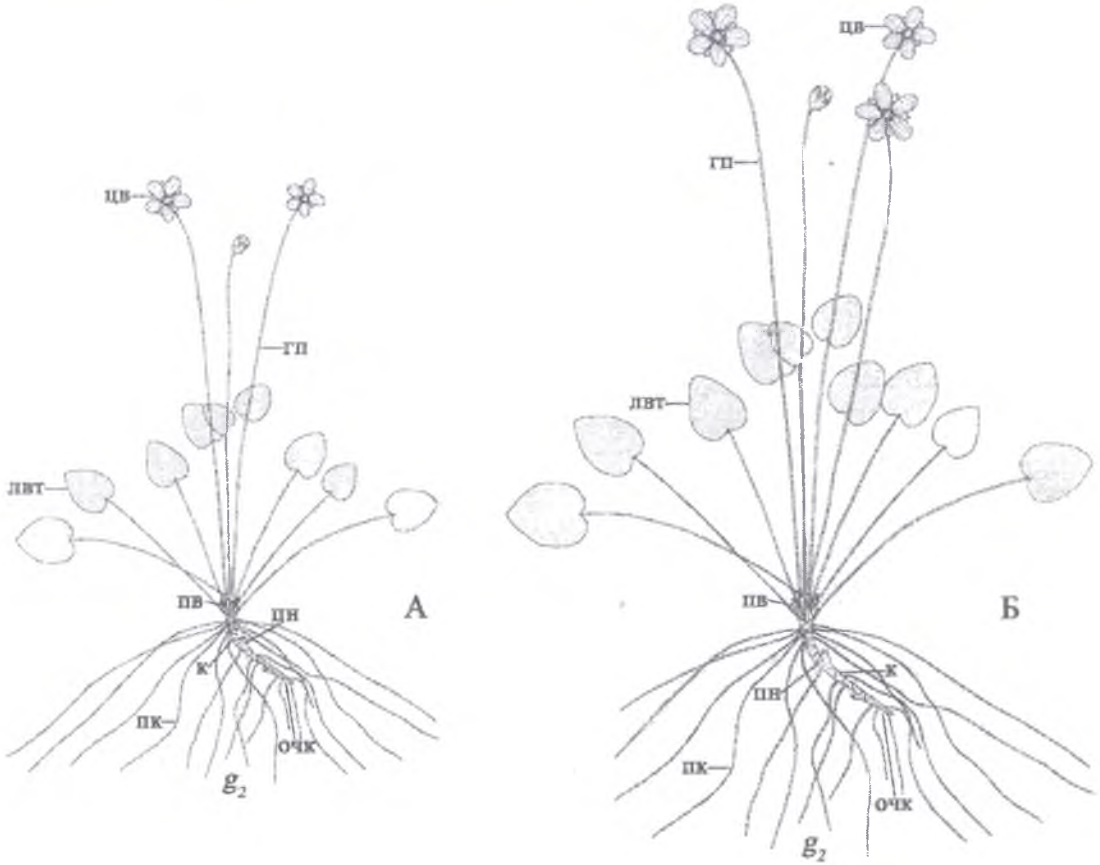

Рис. 5. Зрелое генеративное (g_2) состояние белозора болотного в сообществах с высоким (А) и низким (Б) проективным покрытием трав. Обозначения: пв – почка возобновления, к – корневище, пк – придаточный корень, пн – «пенек» от прошлогоднего надземного побега, очк – отмершая часть корневища, лвт – лист взрослого типа, цв – цветок, гп – генеративный побег.

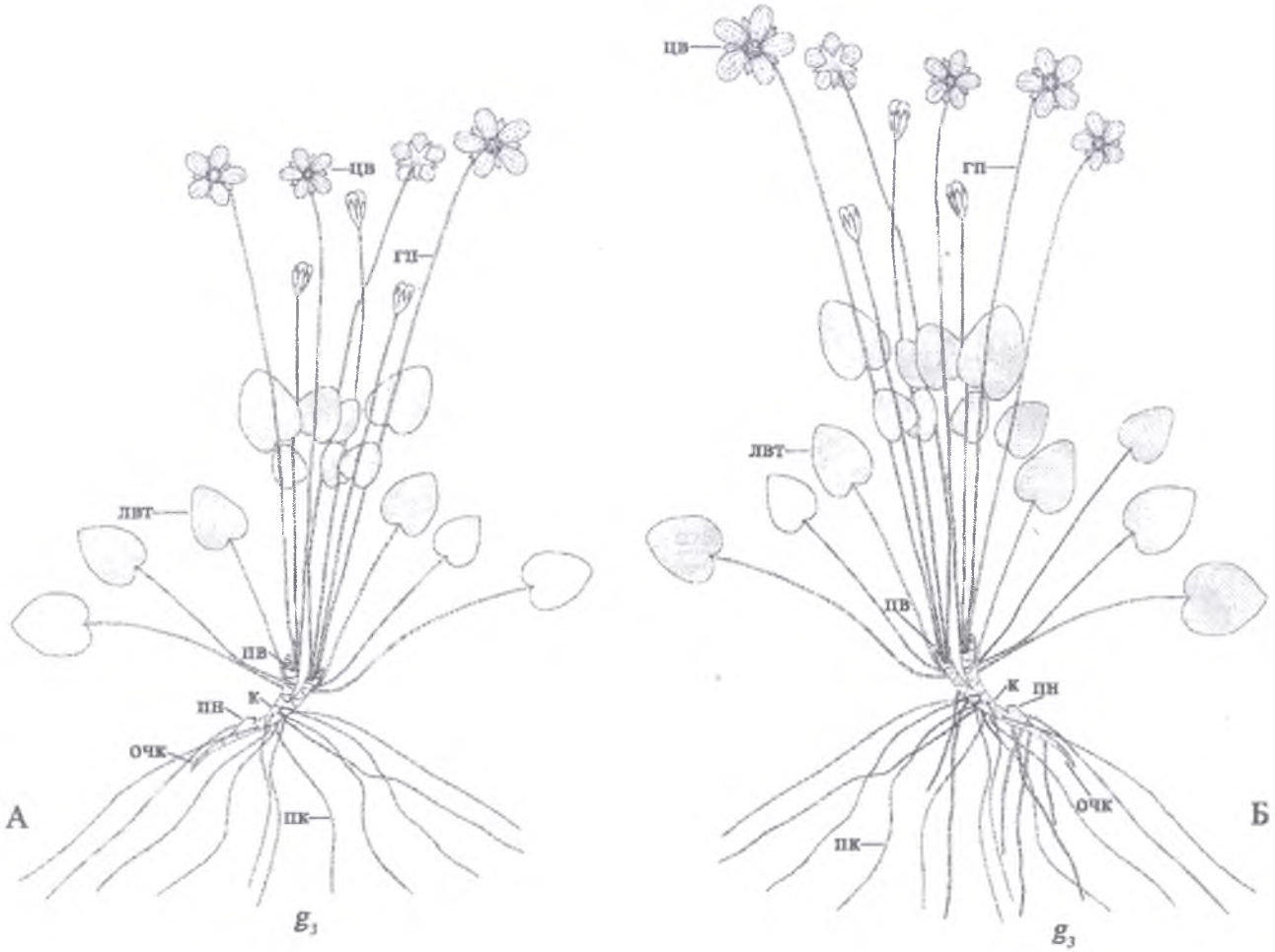

Рис. 6. Старое генеративное (g_3) состояние белозора болотного в сообществах с высоким (А) и низким (Б) проективным покрытием трав. Обозначения: пв – почка возобновления, к – корневище, пк – придаточный корень, пн – «пенек» от прошлогоднего надземного побега, очк – отмершая часть корневища, лвт – лист взрослого типа, цв – цветок, гп – генеративный побег.

Таблица

Биометрические показатели онтогенетических состояний белозора болотного
в сообществах с высоким (в) и низким (н) проективным покрытием трав

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния белозора болотного											
	j		*im*		*v*		g_1		g_2		g_3	
	в	н	в	н	в	н	в	н	в	н	в	н
Высота побега, см	0,7-4,0	1,0-4,0	4,0-10,0	5,0-10,0	8,0-15,0	10,0-15,0	20,0-30,0	40,0-50,0	30,0-40,0	50,0-65,0	40,0-50,0	50,0-75,0
Число генеративных побегов	-	-	-	-	-	-	1-2	2-3	2-5	2-6	4-12	5-14
Диаметр цветка, см	-	-	-	-	-	-	1,5-2,0	2,0-3,0	2,0-3,0	3,0-3,5	3,0-3,5	3,0-4,0
Число листьев	2-3	2-4	2-5	2-5	3-6	3-6	2-5	2-5	2-6	3-7	4-10	7-14
Длина листа, см	0,5-0,9	0,6-1,0	0,7-2,0	0,8-2,1	1,5-2,5	1,7-2,5	2,0-3,0	2,5-3,5	2,5-3,5	3,5-4,0	3,0-4,0	3,5-4,5
Ширина листа, см	0,5-0,8	0,6-0,9	0,7-1,8	0,8-2,0	1,4-2,5	1,5-2,5	2,0-3,0	2,5-3,5	2,5-3,5	3,5-4,0	3,0-4,0	3,5-4.5
Глубина погружения корневища, см	-	-	0,8-2,5	1,0-2,5	2,0-3,0	2,5-3,0	2,5-3,0	3,0-3,5	3,0-4,0	4,0-4,5	4,0-5,0	4,5-.5,5
Длина корневища, см	-	-	0,4-1,5	0,5-1,5	2,0-2,5	2,0-2,5	2,5-3,0	3,0-4,0	3,0-3,5	4,0-5,0	3,5-4,5	4,0-5,5
Диаметр корневища в основании, см	-	-	0,2-0,4	0,2-0,4	0,5-0,7	0,6-0,7	0,6-0,7	0,6-0,8	0,7-0,8	0,7-0,9	0,8-0,9	0,8-1,0
Диаметр корневища в вершине, см	-	-	0,1-0,2	0,1-0,2	0,2-0,3	0,2-0,3	0,2-0,3	0,2-0,3	0,2-0,3	0,3-0,4	0,3-0,4	0,3-0,4
Число придаточных корней	-	-	2-6	3-6	8-12	10-17	10-17	15-25	15-20	21-34	20-30	28-42
Длина придаточного корня, см	-	-	2,0-7,0	3,5-8,0	6,5-11,0	8,0-14,0	10,0-15,0	13,5-17,0	14,5-20,0	16,5-24,0	18,0-23,0	21,0-26,0
Число почек возобновления	1	1	1	1	1-2	1-2	1-2	1-2	2-4	3-4	3-5	3-6
Число междоузлий корневища	-	-	3-8	4-8	4-10	5-12	5-11	7-12	9-13	10-14	10-15	12-16
Число измерений	20	33	20	33	20	33	20	33	20	33	20	33

Примечание. *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 - зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное.