

Список литературы

1. Летунов В. И., Солдатова Н. П. // Химия гетероциклических соединений. 1987. № 8. С. 1077.
2. Самойлова И. В., Летунов В. И. // Перспективные процессы и продукты малотоннажной химии: материалы XII Междунар. конф. по производству и применению химических реактивов и реагентов «РЕАКТИВ-99». Вып. 2. Уфа: Реактив, 1999. С. 92.
3. Летунов В. И., Блохина Л. В., Крюков А. В. // Новые химические технологии: производство и применение. Пенза, 2002. С. 76.
4. Летунов В. И., Бочарников Ф. Н., Крюков А. В., Тхор Т. Г. // Фенил–2-метоксифениламино–4–антипирилметан: синтез изучение комплексообразования // Уч. зап. ЗИП СибУПК. 2003. Вып. 4. С. 326.
5. Крешков А. П., Быкова Н. А., Казарян Н. А. Кислотно основное титрование в неводных растворах. М.: Химия, 1967. 192 с.

УДК 581.48(571.14)

ББК 2.28.28.5.41.3

**Л. В. Буглова,
О. В. Кузнецова,
Я. Г. Некрашевич**

Биологические особенности семян некоторых видов *Trollius L.* и *Paeonia L.*

Изучены морфометрические показатели и сроки прорастания семян у шести видов *Trollius L.* и двух видов *Paeonia L.* В работе сопоставляется зависимость всхожести семян от их морфометрических показателей для ряда видов пионов и купальниц, ранее относимых к одному семейству. Описаны типы покоя семян. Выявлена зависимость сроков прорастания от такой характеристики, как отношения размеров зародыша к размерам семени у видов *Trollius*. Выявлена существенная разнокачественность семян по срокам прорастания у видов *T. pumilus* и *T. ledebourii*. Для последнего вида зарегистрировано отсутствие органического покоя.

Ключевые слова: прорастание семян, зародыш, пион, купальница.

**L. V. Buglova,
O. V. Kuznetsova,
Y. G. Nekrashevich**

Biological Peculiarities of Seeds in Some Species of *Trollius L.* and *Paeonia L.*

The morphometric parameters of seeds from six species of *Trollius L.* and two types of *Paeonia L.* were studied. We studied the dependence of seed germination on their morphometric parameters for several species of peony flowers and globe-flowers, which used to be considered as belonging to the same family *Ranunculaceae* earlier. The terms of seed germination were determined. Resting period types were described to reveal the dependence of seed germination terms on the germ size in *Trollius*. For *Trollius ledebourii* seeds the absence organic rest was recorded.

Key words: seed germination, the germ, peony flower, globe-flower.

Род Купальница – *Trollius L.* (купальница) (сем. *Ranunculaceae* Juss.) включает, по мнению ряда авторов [4, с. 248; 26, с. 1], около 30 видов, большинство из которых произрастает в труднодоступных областях Северного полушария.

Род Пион – *Paeonia L.* (сем. *Paeoniaceae* Rudolphi) насчитывает 32 вида, встречающихся преимущественно в северном полушарии [28]. На территории России, согласно исследованиям ряда авторов [17, с. 70], произрастает 12 видов пионов. Многие представители этих родов – ценные лекарственные, медоносные и декоративные растения [5, с. 340; 18, с. 82]; некоторые виды относятся к числу редких и исчезающих [19, с. 224; 21, с. 408].

При изучении и сохранении данных видов *ex situ*, большое внимание уделяется их семенному размножению, поскольку по своим биоморфологическим особенностям они относятся к вегетативно неподвижным видам.

Возможности сохранения видов *Trollius* L. и *Paeonia* L. в культуре ограничивается низкой всхожестью семян [4, с. 248; 13, с. 125; 27, с. 314].

Для представителей обоих родов, относимых ранее к одному семейству, одной из причин, препятствующих быстрому прорастанию семян, являются малые размеры слабо дифференцированного зародыша [22, с. 376; 24, с. 101]. Для видов с недоразвитым зародышем было установлено, что характер прорастания семян зависит от размера зародыша: «чем больше отношение длины зародыша к длине эндосперма, тем выше при данных условиях всхожесть» [2, с. 45]. Для прорастания таких семян установлена необходимость либо прерывистой двухэтапной стратификации не менее двух месяцев, либо посев осенью несозревшими, либо 1 год сухого хранения [3, с. 73; 6, с. 35; 10, с. 73; 15, с. 346].

Однако данные по срокам прорастания для отдельных видов пионов и купальниц неполны и часто противоречивы. Для купальницы азиатской зарегистрирована хорошая всхожесть семян при одноэтапной стратификации с температурой 0...2 °С [9, с. 1653]. Тем не менее, обнаружено, что семена некоторых видов купальниц (*T. chinensis*, *T. laxus*, *T. yunnanensis*) [14, с. 238] способны прорасти без стратификации. Для других видов купальниц (*T. macropetalus*, *T. ledebourii*, *T. riederianus*) указывается возможность весеннего посева, так как для прорастания их семян холодный период не обязателен [23, с. 32].

По классификации типов покоя, разработанной М. Г. Николаевой с коллективом авторов, для семян пионов характерен простой морфофизиологический эпикотильный покой (Б-В₃), а для купальниц (11 изученных видов) глубокий морфофизиологический (БВ-В₃) [15, с. 346; 16, с. 508], остальные виды купальниц не изучены. Наиболее длительный период покоя семян, до 11 месяцев, зарегистрирован у *T. asiaticus* [14, с. 238]. Кроме того, отмечалась ранее зависимость режимов прорастания от эколого-географического происхождения [8, с. 15].

Вышесказанное делает актуальным проведение исследований в области семеноведения с такими объектами, как пионы и купальницы. Целью данной работы было изучение биологии покоя и прорастания семян, включая их морфометрические характеристики.

Материалы и методы. Материалом для исследования служили семена представителей двух родов *Trollius* L. и *Paeonia* L. из систематически близких семейств. Изучали всхожесть и морфометрические показатели семян у видов *P. anomala* L., *P. lactiflora* Pall., *T. altaicus* С.А. Мей, *T. asiaticus* L., *T. ledebourii* Reischemb., *T. pumilus* D. Don., *T. lilacinus* Bunge. = *Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge, *T. riederianus* Fisch. et Мей. Семена были получены непосредственно из природных популяций, от растений интродуцированных в ЦСБС, а также полученных из других ботанических садов (табл. 1).

Таблица 1

Происхождение изучаемых объектов

Вид	Место произрастания	Способ получения	Происхождение
<i>P. anomala</i>	Участок ЦСБС	Живые растения	Алтай
<i>P. lactiflora</i>	Участок ЦСБС	Живые растения	Читинская обл.
<i>T. altaicus</i> .	Природная популяция	Семена	Горный Алтай окр. пос. Акташ
<i>T. asiaticus</i>	Природная популяция	Семена	окр. Новосибирска (Академгородок)
<i>T. ledebourii</i>	Участок ЦСБС	Живые растения	Читинская обл.
<i>T. lilacinus</i>	Природная популяция	Семена	ур. Елангаш Кош-Агачского р-на
<i>T. pumilus</i>	Участок ЦСБС	Семена через делектус	Италия (Bormio)
<i>T. riederianus</i>	Участок ЦСБС	Семена из природы	Курильские о-ва, о. Кунашир

Семена пионов и купальниц проращивали при комнатной температуре (20–24) °С, при отсутствии прямых солнечных лучей, без использования скарификации, между слоями бумаги в чашках Петри [11, с. 182]. Для контроля качества семян купальниц проводили проращивание при двухэтапной стратификации, а у пионов проверяли полевую всхожесть при осеннем посеве в первой декаде сентября [1, с. 826]. Массу 1000 семян у пионов считали по стандартным методикам [11, с. 182], у купальниц массу вычисляли по трем повторностям из 250 семян, так как они слишком мелкие. Для извлечения зародышей семена помещали в воду для набухания (купальниц на 1 ч, пионов на 12 ч), затем с них аккуратно препаровальными иглами удалялись внешние покровы. После чего из семени извлекали зародыш. Съемку проводили на бинокулярной лупе Discovery V4 в проходящем свете.

Результаты и их обсуждение

Морфометрические показатели

Способность к прорастаню семени во многом определяется его строением и свойствами покровов. В литературе имеются данные, что недозревшие семена пионов прорастают лучше зрелых, вероятно, оболочка семян к моменту созревания становится более плотной и является дополнительным барьером для прорастания [6, с. 35; 25, с. 25].

Семена *P. anomala* овальные, почти круглые, блестяще-черные, глянцевые, гладкие, с коричневым заметным овальным рубчиком. Длина семян составляет 6,5...7,0 мм, ширина – 4,8...5,0 мм (табл. 2). Семена *P. lactiflora* овальные, неправильной формы, коричневые, матовые, гладкие, средних размеров, со светло-коричневым заметным прямоугольным рубчиком. Длина семян составляет около 7,0 мм, ширина 4,8 мм.

Зрелые семена купальниц черные или коричневато-черные, округло-овальной формы. Выполненные семена у всех купальниц имеют небольшие размеры: 1,5...2,0 мм длиной, 1,0...1,7 мм шириной. Самые крупные семена у *T. riederianus*, самые мелкие у купальницы карликовой (табл. 2). У *T. ledebourii* они более округлой, у *T. altaicus* и *T. lilacinus* – немного удлиненной формы.

Размеры семян *T. riederianus* немного больше, чем указанные в литературе [12, с. 90]. В условиях Дальнего востока у этого вида семена обычно 1,6...2 мм длиной и 1...1,2 мм шириной. Причиной этих незначительных отличий может быть то, что условия произрастания в ЦСБС лучше для данного вида, чем природные.

Таблица 2

Морфометрические показатели семян

Вид	Семена		Зародыши		Отношение длины зародыша к длине семени
	Длина среднее ± ошибка, мм	Ширина среднее ± ошибка, мм	Длина среднее, мм	Ширина среднее, мм	
<i>P. anomala</i>	6,71 ± 0,23	4,91 ± 0,24	1,30	0,50	0,19
<i>P. lactiflora</i>	7,12 ± 0,11	5,80 ± 3,13	1,30	0,60	0,18
<i>T. altaicus</i>	1,73 ± 0,07	1,20 ± 0,06	0,30	0,19	0,17
<i>T. asiaticus</i>	1,58 ± 0,04	1,06 ± 0,02	0,39	0,22	0,25
<i>T. lilacinus</i>	1,70 ± 0,13	0,95 ± 0,09	0,40	0,40	0,24
<i>T. ledebourii</i>	1,80 ± 0,04	1,43 ± 0,04	0,74	0,28	0,41
<i>T. riederianus</i>	2,07 ± 0,04	1,28 ± 0,03	–	–	–
<i>T. pumilus</i>	1,54 ± 0,02	1,02 ± 0,02	0,64	0,22	0,41

При препарировании семян пионов было обнаружено, что зародыш довольно крупный. У двух исследованных видов он уходит в состояние покоя расчлененным с двумя семядолями (рис. 2). Однако относительная длина зародыша (отношение длины зародыша к длине семени) у них небольшая: *P. anomala* – 0,18, у *P. lactiflora* – 0,19 (табл. 2).

Среди купальниц наиболее сформированный зародыш образуется у *T. ledebourii* (рис. 1.1). У него четко выделяются 2 удлинненные семядоли, подсемядольное колено, зачаток корня. В зимний покой зародыши также уходят на стадии торпедо, с незначительными различиями по длине семядолей. Однако апикальная почечка не сформирована и полного развития зародыш не достигает. Он занимает примерно $2/5$ длины семени, это самый большой показатель в пределах рода купальница.

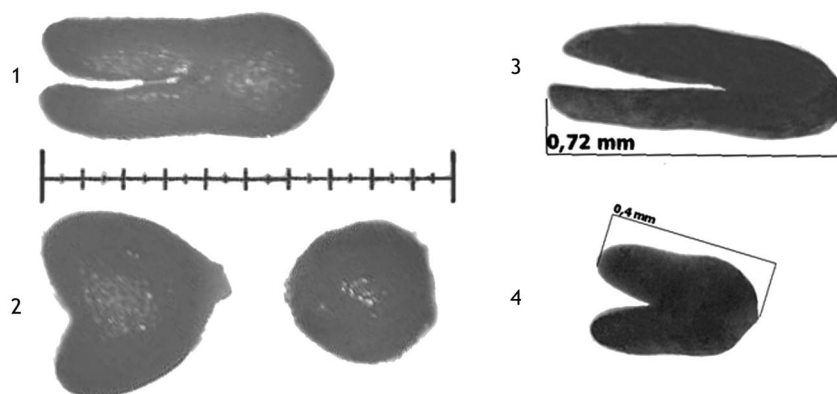


Рис. 1. Зародыши купальниц:

1. *T. ledebourii* Reischemb., стадия торпедо.
 2. *T. lilacinus* Bunge., ранняя сердцевидная и глобулярная стадии.
 3. *T. pumilus* D. Don., стадия торпедо.
 4. *T. asiaticus* L., поздняя сердцевидная стадия.
- Масштабная линейка 1 мм

У *T. pumilos* обнаружена поливариантность степени развития зародыша в покоящихся семенах. Зародыши занимают примерно $1/4 \dots 2/5$ длины семени. Большая их часть находится на стадии торпедо и имеет ясно выраженные семядоли, подсемядольное колено, зачаток корня (рис. 1.4). Часть зародышей останавливается в развитии на поздней сердцевидной стадии, когда семядоли только начали удлиняться, а подсемядольное колено четко не выражено.

Незначительная часть семян *T. asiaticus* развивается до стадии ранней торпедо – с небольшими семядолями и недифференцированной, хотя и удлиненной частью корешок-подсемядольное колено. Большая часть семян останавливается на сердцевидной стадии в разной степени ее выраженности (рис 1.3).

Семена *T. lilacinus* уходят в состояние покоя с зародышем на самых ранних стадиях Оболкина Л. А. от глобулярной до ранней сердцевидной, степень его дифференциации минимальная или отсутствует (рис. 1.2). Однако относительные размеры зародыша не самые мелкие среди изученных видов рода, они выше, чем у *T. altaicus*, которая в пределах Горного Алтая произрастает чуть ниже по высоте над уровнем моря. Зародыши у *T. lilacinus* и *T. asiaticus* занимают $1/4$ часть длины семени. У *T. altaicus* зародыши самые мелкие, они занимают примерно $1/5 \dots 1/6$ длины семени. Поливариантность степени развития зародыша у *T. altaicus* больше, чем у *T. asiaticus*.

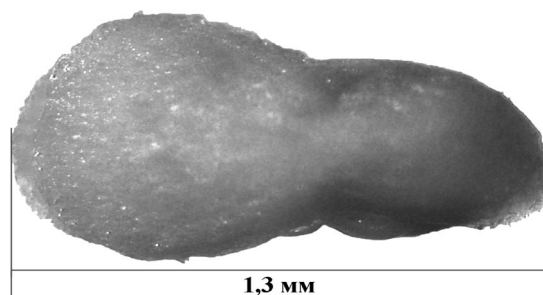


Рис. 2. Зародыш *P. lactiflora* Pall. Стадия созревания

Средние показатели по длине, ширине и относительным размерам зародыша для 10 видов купальниц и 14 видов пионов обнаружены в единственной публикации [20, с. 136]. К сожалению, автор не представила данные по отдельным видам, которые, как оказалось, значительно различаются. Относительная длина зародыша у *P. anomala* и *P. lactiflora* заметно ниже, чем указанная в литературе, где представлена средняя для рода пион – 0,27, а для купальниц – 0,5. Из изученных видов этот показатель выше у купальниц ледебура и карликовой, у остальных – ниже (табл. 2).

Проращивание семян

В пределах рода обнаружены существенные различия по типам покоя семян как у отдельных видов, так и в пределах одного вида. Лабораторная всхожесть у *P. anomala* – 33 %, у *P. lactiflora* – 42 %. Семена проклюнулись через 7 недель, но дальнейшее прорастание происходило замедленно; когда росток достигает 4 мм, его рост прекращается. При проращивании без двухэтапной стратификации процесс прорастания замирает на длительный срок. Эту интересную особенность – торможение прорастания семян при 20 °С – наблюдали и другие исследователи [7, с. 136], однако, наши данные были получены без какой-либо стратификации и скарификации.

Полевая всхожесть при условии естественной стратификации в зимний период, намного выше лабораторной, она составляет у *P. anomala* – 49 %, у *P. lactiflora* – 75 %. Данные других исследователей совпадают с нашими, при осеннем посеве указана 50...80 процентная всхожесть семян пионов [24, с. 103]. Такие результаты осеннего прорастания характерны при посеве свежесозревших семян. При посеве вызревших или хорошо подсушенных семян их прорастание задерживается на год, то есть они прорастают весной на второй год после посева.

Длительный период покоя имеют семена *Trollius asiaticus*, *T. altaicus* и *T. lilacinus*. В комнатных условиях без стратификации прорастание у них не зарегистрировано; при прерывистой стратификации – прорастают от 3 месяцев и дольше.

При холодной двухэтапной прерывистой стратификации семена *T. ledebourii* прорастают быстрее, чем остальных исследуемых, через 3 недели после начала экспериментов они проклевываются и через 4 недели дружно прорастают. Через 4 недели проклюнулись и начали прорастать семена *T. pumilos*.

При проращивании при комнатной температуре без стратификации семена *T. ledebourii* начинают проклевываться через неделю после начала опыта, вскоре появляется корешок и начинается прорастание. Через 2 недели всхожесть семян у этого вида составляет 28 %, а в течение первого месяца всходит 31 % растений. Остальная часть семян требует стратификации. Семена *T. pumilos* начинают проклевываться через 10 дней, всходят через 2 недели, имея 10–13 % всхожесть. В течение первого месяца всходит 23 % растений, в течение двух месяцев – 27 %. Остальные непроросшие семена этих двух видов без стратификации не всходят, хотя выглядят живыми. У *T. ledebourii* и *T. pumilos* проращивание с прерывистой стратификацией не ускорило, а только замедлило процесс прорастания.

Различный характер покоя семян, обеспечивающий низкую одновременную всхожесть, является нормой как в пределах одной популяции, так и одного растения у большинства диких видов [8], а у купальниц до 40 % семян вообще не всходят в первый год жизни [9, с. 1653]. Поэтому всхожесть, равную 31 % в течение первого месяца, можно считать достаточно хорошей для утверждения, что семена *T. ledebourii* находятся в состоянии вынужденного, а не органического покоя. Мы не делаем таких выводов по *T. pumilos*, так как семена получены не из природы и неизвестно, сколько раз они пересевались в условиях культуры, и проводился ли какой-либо отбор.

В условиях интродукции для видов *T. ledebourii* и *T. pumilos* можно рекомендовать селективный отбор семян без органического покоя, увеличивая число особей с этим полезным свойством.

Поскольку зародыши у *T. ledebourii* и *T. pumilos* самые крупные, и именно у этих двух видов некоторая часть семян способна прорасти при комнатной температуре, можно утверждать, что в пределах рода размеры зародыша влияют на тип покоя семян. На межродовом уровне такая зависимость отсутствует. Так, у пиона зародыши довольно крупные, крупнее, чем у *T. ledebourii*, но относительные размеры зародыша незначительные, близки к *T. altaicus*. Семена пионов долго не прорастают, находясь в состоянии морфофизиологического покоя, что совпадает с купальницами, у которых незначительное отношение длины зародыша к длине семени.

Таким образом, в пределах рода наблюдается зависимость прорастания семян от размеров и степени развития зародышей. Для выявления связи размеров зародыша с прорастанием семян более информативным оказывается признак относительной длины зародыша – отношение его размеров к размерам семени и степень развития. Самый крупный и наиболее развитый зародыш у *T. ledebourii*, самый мелкий у *T. altaicus*. Купальница ледебура имеет самый поздний период цветения и быструю всхожесть семян без стратификации, алтайская – цветет сразу после схождения снега, и семена у нее не всходят без двухэтапной стратификации, находясь в глубоком покое (как и у других ранцветущих видов этого рода). Соответственно, семена у *T. ledebourii* высыпаются в августе, незадолго до наступления холодов, а семена *T. altaicus* высыпаются в июне, перед наступлением довольно продолжительного теплого периода. Можно предположить, что в природе недоразвитый зародыш является приспособительным признаком, препятствующим прорастанию семян вскоре после их осыпания. Это, в свою очередь, спасает растения от ухода в зиму недостаточно окрепшими, на ранних стадиях развития, и от гибели их в зимний период. Семена *T. ledebourii* находятся только в вынужденном покое и не имеют органического. Если у представителей рода *Trollius* зародыш занимает $\frac{2}{5}$ длины семени, то можно ожидать у части семян таких видов отсутствия органического покоя. Распространение данного соотношения среди других лютиковых нуждается в дальнейшей проверке.

Список литературы

1. Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. Л.: Наука, 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
2. Валишина В. П., Цингер Н. В. Зависимость прорастания семени аконитов от размера зародыша // Бюл. ГБС. М.: АН СССР, 1952. Вып. 13. С. 45–47.
3. Дюрягина Г. П., Нейфельд Э. Я. Прорастание семян дикорастущих тувинских растений // Бюл. ГБС. М.: АН СССР, 1979. Вып. 114. С. 73–78.
4. Зиман С. Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев: Наукова думка, 1985. 248 с.
5. Зубкус А. П., Скворцова А. В., Кормачева Т. Н. Озеленение Новосибирска. Новосибирск: Сиб. отд-ние АН СССР, 1962. 340 с.
6. Иванова И. А. О биологии прорастания семян пионов // Бюл. ГБС. М.: АН СССР, 1969. Вып. 74. С. 35–40.
7. Иванова И. А. Особенности прорастания и сравнительно-гистохимическое изучение семян некоторых цветочно-декоративных растений // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1978. С. 131–153.
8. Левина Р. Е. Биологические и экологические основы неоднородности семян при прорастании / Р. Е. Левина, В. Ф. Войтенко, М. В. Ракова, А. Н. Марасов // Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства: тр. Всесоюз. симпозиума (Иркутск, 13–18 июня 1972 г.). Иркутск: Иркутская обл. тип. №1, 1973. С. 15–22.
9. Лубягина Н. П. Эколого-биологическая характеристика *Trollius asiaticus* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. Л.: Наука, 1985. Т. 70, № 12. С. 1653–1658.
10. Македонская И. А. Ускоренное семенное размножение дальневосточных пионов // Экологические проблемы семеноведения интродуцентов: тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Рига: Зинатне, 1984. С. 73.

11. Международные правила определения качества семян / под ред. И. Г. Леурды. М.: Колос, 1969. 182 с.
12. Нестерова С. В. Пшенникова Л. М. Коханова И. М. Морфолого-биологические особенности семян некоторых растений Дальнего Востока России // Интродукционные центры Дальнего Востока России: итоги исследований. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 90–101.
13. Николаева М. Г. Покой семян // Физиология семян. М.: Наука, 1982. С. 125–183.
14. Николаева М. Г. Условия прорастания покоящихся семян видов *Trollius (Ranunculaceae)* и некоторых других, нуждающихся в охране растений / М. Г. Николаева [и др.] // Бот. журн. Л.: Наука, 1987. Т. 72. № 2. С. 238–244.
15. Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 346 с.
16. Николаева М. Г. Особенности прорастания семян растений из подклассов *Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae* и *Hamamelididae*// Бот. журн. Л.: Наука, 1988. Т. 73. № 4. С. 508–521.
17. Пунина Е. О. Род *Paeonia (Paeoniaceae)* в России и на сопредельных территориях: ревизия с использованием методов кариосистематики и молекулярной систематики / Е. О. Пунина [и др.] // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Ч. 3: Молекулярная систематика и биосистематика. Флора и систематика высших растений и флористика. Палеоботаника. Культурные и сорные растения. Ботаническое ресурсоведение и фармакогнозия. Охрана растительного мира. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2008. С.69–72.
18. Растительные ресурсы СССР. С. *Ranunculaceae*. Л.: Наука, 1985. С. 82–98.
19. Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с.
20. Сапырцева И. Ф. Биологические особенности семян лютиковых// Биология и химия растений источников фенольных соединений и алкалоидов. Л.: Наука, 1972. С. 136–147.
21. Семёнова Г. П. Редкие и исчезающие растения Сибири: биология и охрана. Новосибирск: Гео, 2007. 408 с.
22. Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья, 1996. 376 с.
23. Трулевич Н. В. Купальницы. М.: Армада-Пресс, 2001. 32 с.
24. Цингер Н. В. О причинах медленного прорастания семян пионов // Тр. ГБС. М.: АН СССР, 1951. Т. 2. С. 101–145.
25. Auten E. Raising paeonies from seed // Amer. Peony Soc. Bull. 1949. № 114. P. 25–27.
26. Doroszewska A. The genus *Trollius* L. A taxonomical study // Monogr. bot. 1974. V. 41. P. 4–184.
27. Nopher A., Roberts J. A. The control of seeds dermination in *Trollius ledebouri* the breaking of dormancy // Planta. 1985. V. 166. № 3. P. 314–320.
28. Hong De-Yuan Peonies of the World, Taxonomy and Phytogeography. London: Kew Publishing, 2010. 312 p.