

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Ф. П. ЛЮБИЧ

**БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГЕТЕРОКАРПИИ  
У ОВСЮГА (*AVENA FATUA* L.) И ДРУГИХ РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 12 VII 1947)

Гетерокарпия установлена у многих видов цветковых растений (1-9), однако ее причины и биологическое значение исследованы до сего времени недостаточно.

Обобщив собственные и литературные данные, мы установили, что при гетерокарпии имеют место не только морфологические, но и существенные анатомические, физиологические и биологические различия типов плодов, имеющие важное значение в жизни индивидуума, вида и фитоценоза в целом.

Явление гетерокарпии изучалось нами на ряде культурных и сорных растений (*Avena sativa* L., *Xanthium strumarium* L., *Chenopodium album* L., *Atriplex nitens* Shkur., *Polygonum aviculare* L. и др.); более подробно оно изучалось на овсяге (*Avena fatua* L.).

У овсяга в одном колоске формируется 2—3 типа плодов, резко различающихся по морфолого-анатомическим признакам и биологии прорастания. Нижние плоды в колосках — крупные, не осыпающиеся, с относительно коротким (2—2,5 месяца) периодом покоя, дружно прорастающие; верхние — мелкие, легко осыпающиеся, с длительным (до 22 месяцев) периодом покоя и растянутым прорастанием (10). Период формирования (от оплодотворения до осыпания) разных типов плодов различен; у верхних плодов он длится 8—10, у средних 15—16 и у нижних 15—40 дней (в зависимости от яруса метелки).

Таблица 1

Типы плодов в колоске	Абсол. вес 1000 плодов в г	Процент зародыша в зерновке	Длина хохолка зерновки в мм	Клетки алейронового слоя	
				клеток в поле зрения микроскопа (увел. в 100 раз)	длина в $\mu$
Нижние . . . . .	26,0	4,1	1,5	50,5	60,0
Средние . . . . .	15,0	5,0	1,2	56,8	50,0
Верхние . . . . .	7,0	10,0	1,0	63,0	40,0

Исследования зерновок различных типов плодов овсяга обнаружили существенные различия в их строении, что видно из табл. 1, в которой представлены средние данные из 20 измерений.

Помимо того, верхние плоды отличаются от нижних тем, что перикарпий зерновок вследствие редукции паренхимного слоя значительно тоньше, клетки алейронового слоя располагаются плотнее, крахмала в эндосперме значительно меньше, причем преобладают крупные зерна со слабо выраженной сложной структурой, а мелких почти нет, в то время как у нижних зерновок в эндосперме большое количество сложных и простых крахмальных зерен пластидного и хондриозомного происхождения. Средние зерновки по строению анатомических элементов занимают промежуточное положение между верхними и нижними.

Сопоставление указанных анатомических признаков плодов овсюга различных типов позволило установить усиление ксероморфности структуры плодов, расположенных выше на оси колоска. Та же закономерность в изменении структуры плодов прослеживается от нижних ярусов метелки к верхним. Эта закономерность, подобная установленной Заленским <sup>(11)</sup> для листьев различных ярусов, свидетельствует о прогрессивном падении водообеспечения плодов, расположенных выше на оси соцветия.

Интересно отметить, что усиление ксероморфности структуры плодов овсюга в направлении снизу вверх в колоске и на соцветии аналогично изменениям тех же признаков у пшениц и других растений, прослеживаемых с севера на юг и с запада на восток под влиянием географических факторов <sup>(12, 13)</sup>.

Наши наблюдения позволяют утверждать, что явление гетерокарпии обуславливается различием в водоснабжении и питании плодов, развивающихся на разных участках оси соцветия. Это положение легко доказать экспериментально, переключая путем удаления завязей поступающую в колосок воду и питательные вещества от нижнего плода к среднему и верхнему. При этом тип плода изменяется. Морфологически верхний плод, оставленный один в колоске, по всем основным биологическим признакам начинает приближаться к типу среднего плода: абсолютный вес тысячи зерновок увеличивается с 6—7 до 10—11 г, а период покоя сокращается с 22 до 5—6 месяцев. Средний плод изменяется в сторону приближения к типу нижнего плода. Таким образом, изменяя условия водоснабжения и питания отдельных участков соцветия, можно изменять тип плода и тем самым управлять гетерокарпией.

Многочисленными полевыми и вегетационными опытами выращивания овсюга из плодов различных типов было установлено глубокое биологическое различие у развивающихся из них растений. Одновременно проросшие плоды различных типов на третий день после прорастания значительно различались: проростки из верхних плодов были в два раза короче и слабее развиты, чем проростки из нижних плодов; они имели только по одному корешку длиной в 0,5 см, проростки же из нижних плодов образовали по 3 корешка, длина которых достигала 0,5—1 см.

После высаживания таких одновременно проросших проростков в вегетационные сосуды и грунт велись регулярные наблюдения за их ростом и развитием. Оказалось, что растения из плодов различных типов имеют разные темпы роста; растения из верхних плодов имели медленный начальный рост, который усиливался к колошению; растения же из нижних плодов имели обратный ход развития. Растения из верхних плодов отставали в смене фенологических фаз (рис. 1).

Они имели вначале светлозеленую окраску, которая к фазе кущения становилась темнозеленой; у растений из нижних плодов темнозеленая вначале окраска оказывалась светлозеленой к фазе колошения.

Различие в темпах роста и в сроках прохождения фенологических фаз дополняются признаками общей конструкции и габитуса растений

и длины вегетационного периода. Это видно из табл. 2, в которой обобщены данные 3 вегетационных опытов, проведенных в 3-кратной повторности.

Устанавливаемые различия показывают, что растения из нижних плодов колоска развивались по типу раннеспелых; они имели более быстрый темп роста вначале, относительно короткий вегета-

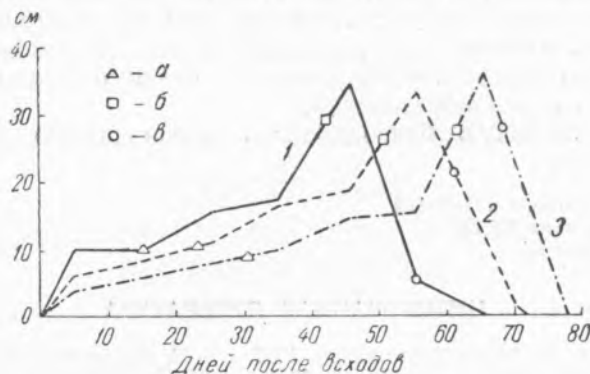


Рис. 1. Темпы роста и фазы развития растений из разных типов плодов овсяга (*Avena fatua* L.). Вегетационный опыт. Кривые прироста растений из плодов в колоске: 1 — нижних, 2 — средних, 3 — верхних; а — начало кущения, б — начало колошения, в — начало осыпания плодов

ционный период, меньшую продуктивную кустистость, меньшее число узлов на стебле и корней на растении, образовали меньше надземной массы, но имели более высокий абсолютный вес плодов. Растения из

Таблица 2

Растения, выращенные из плодов	Кустистость		Процент растений с числом надземных узлов на стебле		Число корней на 1 растении	Вес надземной массы 1 растения в г	Абсол. вес 1000 нижних плодов в г	Вегетационный период в днях
	средняя	колебания	4	5				
Нижних . . . . .	3,0	2—4	100,0	0,0	14	2,3	24,5	66
Средних . . . . .	3,7	2—4	66,6	33,4	18	2,7	24,4	71
Верхних . . . . .	4,3	3—6	41,6	58,4	17	3,0	22,6	78

верхних плодов развивались по типу позднеспелых, имели более быстрый темп роста во второй половине вегетации, больший вегетационный период, кустистость, число узлов на стебле и корней на растении и образовали больше надземной массы при меньшем абсолютном весе плодов. Растения из средних плодов развивались по типу среднеспелых и характеризовались средними показателями.

Описанной особенностью развития растений из различных типов плодов при гетерокарпии следует объяснить явление „пестроты травостоя“ — неравномерного и разновременного развития культурных растений в посевах, а также наличие ранне- и позднеспелых форм в естественных фитоценозах. Пестрота видового состава культурных и естественных фитоценозов значительно повышает устойчивость и уси-

ливают сопротивляемость составляющих их видов неблагоприятным воздействиям внешней среды. Вредному действию весенней засухи первыми подвергаются раннеспелые растения, которые или совсем не плодоносят или значительно снижают продуктивность. Позднеспелые же растения эту засуху переносят легче. В условиях летней засухи, наоборот, преимущество имеют раннеспелые формы. Физиологическая и генетическая неоднородность плодов при гетерокарпии, очевидно, может служить основой для расчленения вида на сезонные формы и их дальнейшего дивергентного развития, что несомненно играет существенную роль в видообразовании.

Приношу глубокую благодарность руководителю работы проф. Л. И. Казакевичу.

Институт зернового хозяйства  
Юго-Востока СССР  
Саратов

Поступило  
7 VII 1947

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Ч. Дарвин, Происхождение видов, 1937. <sup>2</sup> Ч. Дарвин, Изменение животных и растений в домашнем состоянии, 1941. <sup>3</sup> Н. П. Кренке, Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение, 1940. <sup>4</sup> Н. А. Троицкий и Д. А. Чартачян, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 1, № 2 (1937). <sup>5</sup> Н. Цингер, Тр. Бот. музея Академии Наук, № 6 (1909). <sup>6</sup> Д. Е. Янишевский, Изв. Саратов. общ. естествоисп., 2, в. 1, 16 (1927). <sup>7</sup> Delprino, Memoria del R. Accad. di Bologna, 1894. <sup>8</sup> K. Goebel, Organographie der Pflanze, Jena, 1928. <sup>9</sup> E. Ulbrich, Biologie der Früchte und Samen (Carpobiologie), Berlin, 1928. <sup>10</sup> Л. И. Казакевич, Сов. агрономия, № 1, 35 (1946). <sup>11</sup> В. Р. Заленский, Изв. Гнев. политехн. ин-та, 4, кн. 1 (1904). <sup>12</sup> В. А. Дорошенко, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. 3, № 4, 79 (1934). <sup>13</sup> В. Г. Александров и Яковлев, Бот. журн., 22, 529 (1937).