

# НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА ВИНОГРАДОВНИКА КОРОТКОЦВЕТОНОЖКОВОГО (*AMPELOPSIS BREVIPEDUNCULATA* (MAXIM.) TRAUTV.) *IN SITU*

Вржосек Э.В.

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Виноградовник короткоцветоножковый (*Ampelopsis brevipedunculata* (Maxim.) Trautv.), деревянистая лиана семейства Виноградовых (*Vitaceae* Juss.), относится к числу реликтовых видов, произрастающих в России на территории Приморского и юга Хабаровского края. В Приморье встречается преимущественно в бассейне оз. Ханка и р. Раздольной, а также на побережье и островах зал. Петра Великого, на открытых, обращенных к морю склонах. За пределами России распространен в Северо-Восточном Китае, Корее (Соколов, Связева, 1986). Листопадная лиана 5-7 м длины, с толщиной ствола до 4-6 см, закрепляется на опоре при помощи усиков. Мезофит, мезотроф, избегает затенения. В обследованных нами популяциях преобладающей жизненной формой был рыхлый куст с многочисленными длинными плагиотропными побегами, стелющимися по земле и многократно укореняющимися в узлах, или взбирающимися на соседние кустарники и низкорослые деревья. На подвижных щебнистых грунтах закрепляется с помощью мощных, утолщенных придаточных корней, направленных вверх по склону и выполняющих функцию контрфорсов. В результате антропогенного воздействия (палы, сельскохозяйственное использование земель) ареал вида постепенно сокращается. Виноградовник короткоцветоножковый перспективен для использования в вертикальном озеленении и закреплении откосов. Культивируется с 1870 г. (Young & Young, 1992).

Всестороннее исследование жизненного цикла вида является необходимым условием для определения степени жизнеспособности его популяций, позволяет установить реальную степень опасности исчезновения при нарушении условий его существования и совершенствовать методы введения в культуру. В этом отношении изучение вопросов возрастного развития виноградовника короткоцветоножкового является, бесспорно, актуальным. Нами были рассмотрены особенности онто- и морфогенеза данного вида в первые 3 года жизни растений.

О жизненном цикле этой лианы до сих пор известно очень немного. Можно предположить, что срок ее жизни исчисляется многими десятилетиями. В коллекции имеются обильно цветущие генеративные экземпляры приблизительно 30-летнего возраста.

Сведения об особенностях и продолжительности возрастных фаз в литературе отсутствуют. Собственно о начальных этапах онтогенеза имеются лишь отрывочные сведения (Головач, 1973; Galet, 1967).

Из литературных источников известно, что в условиях природных местообитаний *A. brevipedunculata* способен давать значительное число семян (Слизик, 1978). Однако, по нашим наблюдениям, в естественных условиях виноградовнику свойственно интенсивное вегетативное размножение, семенное же возобновление возникает лишь эпизодически, при ослаблении конкуренции со стороны как взрослых особей, так и соседствующих видов. Так, на о. Фуругельма нами было обнаружено несколько семян, появившихся, приблизительно, в августе, после расчистки участка вдоль экскурсионной тропы. В коллекции, где виноградовник ежегодно обильно плодоносит, также отмечаются единичные всходы. В связи с этим, для выполнения работы нами были созданы экспериментальные посевы в питомнике.

## Материал и методика

Материалом для исследований служили семена, собранные в коллекции Ботанического сада-института ДВО РАН и на о. Фуругельма (Хасанский район, Южный участок Дальневосточного морского заповедника) и выращенные из них растения.

Для морфологического описания семян фиксировали в FAA (8:1:1). Опытные партии семян, по 200 шт. каждая, сеяли под зиму в смесь торфа и песка. Контрольная часть семян была высеяна в контейнеры с идентичным субстратом и проращивалась в условиях закрытого грунта. Для проведения морфологического анализа с момента прорастания отбирали по 5 особей через каждые 5 дней в течение 2 месяцев, а в дальнейшем – раз в десять дней. Признаком прорастания семян считали появление зародышевого корня длиной 0,5-1 мм. Описание онтогенеза проводили по схеме возрастной периодизации Т.А. Работнова (1950) с некоторыми дополнениями.

Морфологическое описание листовой пластинки выполняли в соответствии с методикой описания сортов винограда (Лазаревский, 1946).

## Результаты исследования

**Латентный период.** Созревание семян виноградовника растянуто: начинается в первой половине сентября и, как правило, в условиях южного Приморья не успевает завершиться полностью. После первых заморозков (10-20 октября) зрелые плоды опадают и зимуют под листовым опадом.

Семена зеленовато-коричневые, гладкие, свежесобранные – блестящие, в очертаниях округлые, с оттянутым рубчиковым концом. Халаза лопатчатой формы, сдвинута в сторону антирафе и несколько удлинена (Corner, 1976). В среднем, семя достигает 4,3 мм в длину и 4,5 мм в ширину. Масса 100 шт. воздушно-сухих семян, в зависимости от места сбора (в естественных условиях произрастания или в коллекции БСИ) составляет, соответственно, 2,3-2,5 г.

После удаления покровов семени обильный мясистый эндосперм имеет своеобразную форму якоря, что вызвано наличием двух широких руминационных пластин (Тахтаджян, 2000). Зародыш бесхлорофилльный, прямой, расположен на микропилярном полюсе семени и окружен более или менее широкой зоной лизированных клеток. Его размеры варьируют от 0,55 до 1,65 мм, что составляет не более 1/3 от длины эндосперма (в среднем, 0,28). К моменту диссеминации у зародыша сформированы семядоли и гипокотиль-корневая ось. Семядоли широколанцетные, по длине равны или немного превосходят осевую часть зародыша, имеют 1-3 хорошо различимых проводящих пучка. Почечка представлена недифференцированным сглаженным конусом нарастания. Таким образом, несмотря на незначительные размеры зародыша, его степень развития соответствует 2 стадии торпеды по классификации А.В. Попцова (Попцов и др., 1981). В процессе набухания происходит увеличение линейных размеров зародыша, но почечка к моменту прорастания остается недифференцированной.

Прорастают семена весной, после стратифицирующего воздействия зимних отрицательных температур.

**Виргинильный период.** Прорастание семян виноградовника надземное гипокотиллярное. Первые всходы появляются в третьей декаде мая, последние – в середине июля. Всхожесть в открытом грунте низкая, не превышает 17%. Отмечаются также единичные случаи появления проростков через год после посева. Те же партии семян в контрольном варианте дают 82-88% всхожести.

**Проросток** (рис. 1) проходит все ступени развития, начиная с выхода из оболочек семени главного корня до появления первого ювенильного листа за 17-20 дней. Развитие проростка начинается с активного роста бесцветного, мясистого главного корня, плавно переходящего в такой же гипокотиль. На 10-й день увеличение гипокотиля в длину прекращается, а формирующаяся корневая система продолжает интенсивно развиваться. Уже на 3-5 день на границе гипокотиля и главного корня становятся заметны бугорки будущих придаточных корней. В дальнейшем они могут развиваться интенсивнее главного корня или полностью заменить его.

Черешки семядолей появляются на 5-7 день. Освобождение семядолей от семенной оболочки происходит на 10-15 день, а в последующие сутки семядоли раскрываются, угол расхождения между полностью раскрывшимися семядолями составляет 180°. Рост их останавливается с появлением первого листа. В дальнейшем происходит только удлинение их черешков, что связано с изменением интенсивности освещения по мере загущения посевов.

На завершающей стадии своего развития проросток имеет бесцветный или желтоватый главный корень до 45 мм длиной со множеством нитчатых боковых корней, 1 - 4 придаточных корня, нередко превосходящих по размерам главный, и короткий (8-18 мм) прямой желтовато-бурый гипокотиль. Семядоли супротивные, заостренно яйцевидные, с хорошо развитыми черешками и пластинками 14-25 мм длиной и 9-16 мм шириной. С раскрытием почечки и развертыванием первого настоящего листа, на 20-25 день с начала прорастания проросток переходит в возрастную фазу сеянца.

**Сеянец** (рис. 2) в возрасте 50-60 дней имеет вполне сформированный первый ассимилирующий лист. Он характеризуется некрупной округлойяйцевидной пластинкой, 2,5-3,5 см



Рис. 1. Проросток *Ampelopsis brevipedunculata*

длиной, 3-3,5 см шириной, с 6-7 остроконечными треугольными зубчиками по обоим краям. По величине заметно выделяются зубчик на верхушке и средние зубчики по краям листа, на месте которых у следующего листа формируются лопасти. Нижняя сторона листа более светлая, его поверхность с обеих сторон покрыта рассеянными простыми волосками, сгущающимися по жилкам. Черешковая выемка широко открытая или едва намечена. Черешок 0,9-1,9 см длины. Первое междоузлие достигает 0,5- 3,0 см.



Рис. 2. Сеянец *A. brevipedunculata*

Продолжается формирование корневой системы, в нижней части гипокотили образуются все новые придаточные корни. Гипокотиль утолщается, в пазухах семядолей развиваются почки возобновления.

На 15-30 день с момента появления первого листа раскрывается второй настоящий лист. По мере раскрытия следующих листьев, листовые пластинки своими очертаниями все более напоминают лист зрелой особи, но уступают ей по размерам и глубине лопастных вырезов. Междоузлия удлиняются, формируется материнская ось. По завершении третьего месяца развития семядоли усыхают, а затем опадают.

Ювенильное растение (рис. 3) характеризуется удлинением неветвящейся главной, или материнской оси. Эта стадия развития у *A. brevipedunculata* наиболее коротка, ее завершение совпадает с окончанием вегетации. К этому времени хорошо развитый главный побег достигает 50 см длины и несет до 10 ассимилирующих листьев. Листорасположение очередное. До окончания вегетационного сезона из листовых пазух почек может развиваться от 1 до 5 силлептических побегов.

В то время как гипокотиль утолщается до 0,3-0,5 см в диаметре и его поверхность одревесневает, эпикотиль остается по-прежнему тонким, и между ними сохраняется видимая граница перехода. У растений в этой возрастной фазе способность к лазанию еще не выражена. На стадии 8-9 листа тонкие побеги полегают, в узлах нижних листьев начинают развиваться придаточные корни. В пазухах листьев и семядолей закладываются нисходящие ряды из 2-3 слабо дифференцированных сериальных почек. Почки одеты коричневыми пленчатыми чешуями, покрытыми по краям простыми трихомами.

До наступления осенних заморозков успевает одревеснеть только подсемядольное колено и, иногда, 1-2 междоузлия материнской оси. Корневая система ветвится до третьего порядка и состоит из главного корня, 15-40 см длиной и 0,2-0,5 см в диаметре, с немногочисленными боковыми корнями и 1-5 придаточных корней, достигающих 10-50 см.



Рис. 3. Ювенильное растение *A. brevipedunculata*



Рис. 4. Имматурное растение *A. brevipedunculata*

Имматурное растение (рис. 4). Весной второго года развития на смену материнской оси появляется замещающий ее боковой побег. Из 1-2 придаточных почек в основании главной оси развиваются удлиненные побеги формирования - намечается будущий узел кущения. Ортоотропный рост побегов вскоре сменяется на плагиотропный. В узлах легко укореняющихся плагиотропных побегов образуются дополнительные узлы кущения, дающие побеги. Формируется рыхлый куст. Таким образом, 2 год развития особи знаменует собой следующий этап морфогенеза - этап кустовидного роста. Дальнейшее удлинение осевых структур происходит за счет ежегодного нарастания замещающих побегов. В зимний период побеги на большем протяжении отмирают, длина сохраняющихся участков с возрастом растения увеличивается. От нижней части осевых побегов разного порядка развиваются побеги ветвления 1 и 2-го порядков. Прирост 2-го года в условиях культуры составляет от 0,5 до 2 м.

Листовые пластинки в этот период ничем не отличаются

от листовых пластинок зрелой генеративной особи. Они 3-5-лопастные, до 8-10 см длиной и шириной 8-9 см. Верхняя поверхность пластинки матовая, сетчато-морщинистая, нижняя – блестящая. Вырезки лопастей открытые, от едва намеченных до щелевидных. Зубчики на конце лопастей и по краю треугольные, со слабо выпуклыми сторонами, с оттянутой в острие вершиной. Черешковая выемка открытая, лировидная или треугольная. Черешок зеленоватый, с розовым оттенком. В узлах как осевых побегов, так и побегов ветвления образуются усики.

Главный корень утрачивает доминирующее значение, у 1/3 растений отмирает. Возрастает число придаточных корней, длина их достигает 0,5-1 м. Имматурное возрастное состояние длится 1-2 года.

Репродуктивный период у культивируемых растений начинается на 3-4 году жизни и, вероятно, может продолжаться в течение многих десятилетий.

Таким образом, виргинильный период у *A. brevipedunculata* в условиях культуры длится не более 3-4 лет; уже в течение первого года жизни виноградник проходит три стадии развития: от проростка до ювенильного растения с хорошо сформированными системами надземных и подземных органов. Закладка комплекса зимующих почек в пазухах семядолей и в базальной части осевого побега позволяет молодым растениям сохранять высокий темп развития надземных органов даже при значительном или полном обмерзании материнской оси в первый год зимовки. Из других особенностей изученного нами вида следует также отметить активный рост и развитие системы придаточных корней, начиная с первых дней жизни проростка. К концу первого года жизни у большинства особей боковые корни превосходят по длине главный.

Литературные данные свидетельствуют о том, что подобными особенностями прохождения жизненного цикла обладают и другие деревянистые лианы, представители маньчжурской флоры: *Actinidia kolomicta* (Maxim.) Maxim. и *Schisandra chinensis* (Turcz.) Bail. (Комарова, 1994). Сокращение начальных фаз онтогенеза является частью их жизненной стратегии, направленной на быстрый захват освободившихся территорий, с последующим поддержанием популяций за счет значительной продолжительности жизненного цикла особей.

Эти особенности онтогенеза виноградолюбивых могут быть успешно использованы и в условиях городской среды, при озеленении подверженных эрозии открытых крутых склонов, на которых невозможно создать устойчивый растительный покров из традиционных газонных растений.

## ЛИТЕРАТУРА

- Головач А.Г. Лианы, их биология и использование. Л., 1973, 260 с.
- Лазаревский М.А. Методы ботанического описания и агробиологического изучения сортов винограда // Ампелография СССР. М., 1946. Т.1. С. 347-380.
- Комарова Т.А. Возрастное развитие кустарниковых лиан и *Schisandra chinensis* (*Schisandraceae*) и *Actinidia kolomicta* (*Actinidiaceae*) // Бот. журн., 1994. Т. 79, № 9. С. 42-52.
- Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. Арёалы деревьев и кустарников СССР. Т.3. Л., 1986. С. 84.
- Попцов А.В., Некрасов В.И., Иванова И.А. Очерки по семеноведению. М., 1981. 112 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С.7-204.
- Тахтаджян А.Л. Сравнительная анатомия семян. Т.6. Двудольные. Rosidae II. СПб, 2000, 455 с.
- Corner E.J.H. The seeds of dicotyledones. Vol.2. London-N.-Y., 1976. 552 p.
- Galet P. Etude morphologique et systematique des plantules de Vitacees // Naturalia monspeliensia. Ser. Bot., 1967. Fasc.18. С.231-269.
- Young J.A., Young C.G. Seeds of woody plants in North America. Portland, 1992. 407 p.