

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ СУПРАЛИТОРАЛИ

Шибнева С. Ю.

Дальневосточный государственный университет, г. Владивосток

Прибрежно-морские галофитные и ксерофитные растения, типичные обитатели экотопов зоны супралиторали, являются в большей или меньшей степени специализированными физиологически и морфологически для выживания и размножения в стрессовых условиях среды. Данные условия характеризуются: жестким эколого-климатическим режимом, включающим переменное влияние ветров; более низкими температурами вегетационного периода в сравнении с континентальными районами; высоким уровнем влажности в летний период года; засолением почв в прибрежной полосе, постоянной их подвижностью, бедностью питательными веществами (Пробатова, Селедец, 1999).

Исследования растений морских побережий (Безделева, Пименова, 1998; Безделева, 2004; Воронкова и др. 2008; Шибнева, 2008) выявили следующие интересные морфологические и биологические особенности, присущие растениям данного экотопа: значительное развитие корневой системы, наличие органов вегетативного возобновления и размножения (корневища, столоны), плагиотропный рост побегов, суккулентность вегетативных органов, опушенность побега, сильное развитие механических тканей в стеблях и листьях.

Нами изучены особенности становления жизненных форм *Chorisis repens* (L.) DC. и *Ligusticum scoticum* L., характерные черты их адаптации к среде в процессе онтоморфогенеза. Материал для изучения был собран нами в 2005-2008 гг. на морских побережьях Хасанского и Лазовского районов Приморского кр. Морфологическое описание проводилось по методике И.Г. Серебрякова (1962, 1964).

Онторморфогенез *Chorisis repens*

Хоризис ползучий (*Chorisis repens*) – вид, относящийся к монотипному восточноазиатскому роду *Chorisis* DC. семейства сложноцветные (*Asteraceae*). На Дальнем Востоке распространен на Камчатском п-ве, Курильских о-вах, о-ве Сахалин, на побережье Приморского и Хабаровского краев. Также встречается на побережьях Японии, Китая, Вьетнама (Баркалов, 1992). Произрастает на песках и галечниках морского побережья, является стенобионтным видом, узко специализированным к относительно однородным условиям среды.

По данным А. Б. Безделева и Т. А. Безделева (2006), жизненную форму *Chorisis repens* во взрослом генеративном состоянии можно определить как многолетний летнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с удлинненным ползучим побегом. Внешний облик *Ch. repens* своеобразен, для него характерно залегание основной массы органов в песчаном или песчано-галечниковом субстрате таким образом, что на поверхности видны только листовые пластинки, почти лежащие на песке, и ярко-желтые небольшие соцветия-корзинки. Основные органы – удлинненные горизонтальные корневища залегают параллельно поверхности песка на некоторой глубине, причем неоднократно ветвятся.

В процессе исследования морфогенеза данного вида нами было выделено несколько фаз развития.

Фаза проростка. Семена *Chorisis repens* прорастают с вынесением на дневную поверхность двух черешковых семядолей длиной 1,4-2,3 см. Семядоли линейно-ланцетной формы, длиной 0,8-1 см, шириной 2,5-3 мм. В подземной сфере наблюдается развитие главного корня с зачаточными боковыми корнями. Гипокотиль длиной до 1 см достаточно хорошо отличим от корня большей толщиной и более темной окраской. Граница между корнем и гипокотилем имеет вид темной поперечной полоски или борозды.

Вслед за семядолями на укороченном розеточном побеге развиваются 2-3 настоящих длинночерешковых ассимилирующих листа (рис. 1 А). Длина листьев 2,6-3,2 см. Листовые пластинки простые цельнокрайние, со слегка волнистым или иногда выемчато-городчатым краем. Основания верхних листьев прикрывают конус нарастания. Стержневая корневая система растения представлена главным и боковыми корнями в количестве 10-15. Длина главного корня до 8-9 см. Боковые корни тонкие, волосовидные, длиной до 3 см, ветвятся, расположены относительно равномерно по всей длине главного корня.

Фаза розеточного стержнекорневого растения. Семядоли отмирают в июле-августе, и особь переходит в ювенильное возрастное состояние, в котором на протяжении некоторого времени сохраняет розеточный моноподиально нарастающий побег (рис. 1 Б).

Таким, образом, на данном этапе развития *Ch. repens* – это стержнекорневое растение с моноподиально нарастающим вегетативным розеточным побегом.

Фаза длиннокорневищно-стержнекорневого растения. В первый или иногда во второй год жизни растения верхушечная почка вслед за розеткой из 3-4 листьев формирует удлинённый моноподиально нарастающий подземный плагиотропный побег, видоизменённый в длинное ползучее корневище (рис. 1 В). В то же время из пазушных почек розеточных листьев главного побега развиваются боковые удлинённые побеги, также представляющие собой удлинённые ползучие корневища. Корневища залегают в почве на глубине 4-7 см. Боковые побеги расходятся в разные стороны от оси главного розеточного побега. На дневную поверхность выносятся только ассимилирующие листья, которые отходят от узлов корневищ. Каждый узел несёт по одному ассимилирующему листу.

Боковые побеги к июлю в первый год их образования достигают в длину 0,3-3 см и несут по одному зачаточному листу, более длинные по два листа. Главный побег длиной до 2,5 см, также формирует листья. Нижние листья главного побега имеют цельную листовую пластинку, а для последующих листьев характерна более расчленённая листовая пластинка, как правило, неравно трех-, позже - пятилопастная. Длина листьев 2,5-5,5 см, длина листовой пластинки 2,4-3 см, ширина 1,3-2,3 см.

У растения продолжает развиваться стержневая корневая система в основном за счёт роста и ветвления боковых корней. Главный корень в длину нарастает незначительно, до 10-12 см, длина боковых корней 5,5-7 см.

В последующие годы продолжается моноподиальное нарастание главного и боковых вегетативных подземных побегов. В основании главного побега различимы следы отмерших прошлогодних листьев (2-4). Боковые побеги выходят из пазух отмерших листьев, а также ассимилирующих листьев текущего года.

Как правило, на одном растении развивается до двух-трех, реже четырех боковых удлинённых плагиотропных побегов 1-го и 2-го порядков ветвления. Длина их 6-16 см. Побеги несут по 2-4 длинночерешковых листа. Длина листовых черешков 2,5-5,5 см, но над поверхностью земли они выдаются не более чем на 1-2 см. Форма листовой пластинки у листьев в нижней части стебля трех- или пятилопастная. Ближе к вершине побега формируются листья с более расчленёнными листовыми пластинками, пятирассечёнными, или даже трех-, пятираздельными, в свою очередь каждая из долей трех-, пятилопастная или рассечённая. Таким образом, наблюдаются значительные вариации формы листовой пластинки в пределах как одного побега, так и в пределах всего растения.

Длина побеговых метамеров непостоянна и варьирует в пределах от 0,5 до 7 см, возможно, это связано с неравномерностью нарастания побега в течение сезона, когда наибольший рост метамеров приходится на середину вегетационного сезона, а наименьший – на его начало и конец (Серебряков, 1952). Годичный побег несёт в среднем 9-12 листьев. В пазухах листьев могут закладываться почки возобновления.

В этот период *Ch. repens* представляет собой стержнекорневое растение с полурозеточным побегом первого порядка и удлинёнными побегами второго порядка.

Фаза куртины. В дальнейшем развитии некоторые из пазушных почек трогаются в рост, образуя корневища уже третьего порядка (рис. 1 Г). В основании листьев, как правило, развивается от одного до двух придаточных корней длиной до 7-9 см, ветвящихся. В целом растение в течение последующих лет разрастается, формируя более обширную куртину и захватывая все большую площадь.

При переходе в генеративное возрастное состояние в пазухах некоторых листьев текущего года формируются генеративные побеги, несущие соцветия-корзинки в числе 2-5 на одном побеге.

Фаза клона. В последующем особь *Ch. repens*, иногда ещё до наступления генеративной фазы, начинает постепенно отмирать: отмирает корневая система главного побега, а вместе с ней главный и основания боковых побегов. Таким образом, на данном этапе у растения уже отсутствует ось главного побега и растение распадается на несколько самостоятельных экземпляров – парцел, получающих питательные вещества уже только за счёт придаточных корней (рис. 1 Д), то есть наблюдается активное вегетативное размножение особи.

На более старых частях корневищ листья уже не образуются, почки часто отмирают, не тронувшись в рост.

Многолетние удлинённые корневища достигают в длину более 70 см, ветвятся за счёт пазушных почек, при этом продолжают нарастать моноподиально. На годичном участке

корневища формируется до 10-13 листьев и до 5-6 боковых корневищ, развивающихся в пазухах этих листьев.

Во взрослом генеративном состоянии для *Ch. repens* характерна жизненная форма травянистого тонко-длиннокорневищного моноподиально нарастающего поликарпика с удлинненным ползучим ветвящимся корневищем и генеративными ортотропными побегами, выходящими из узлов корневищ.

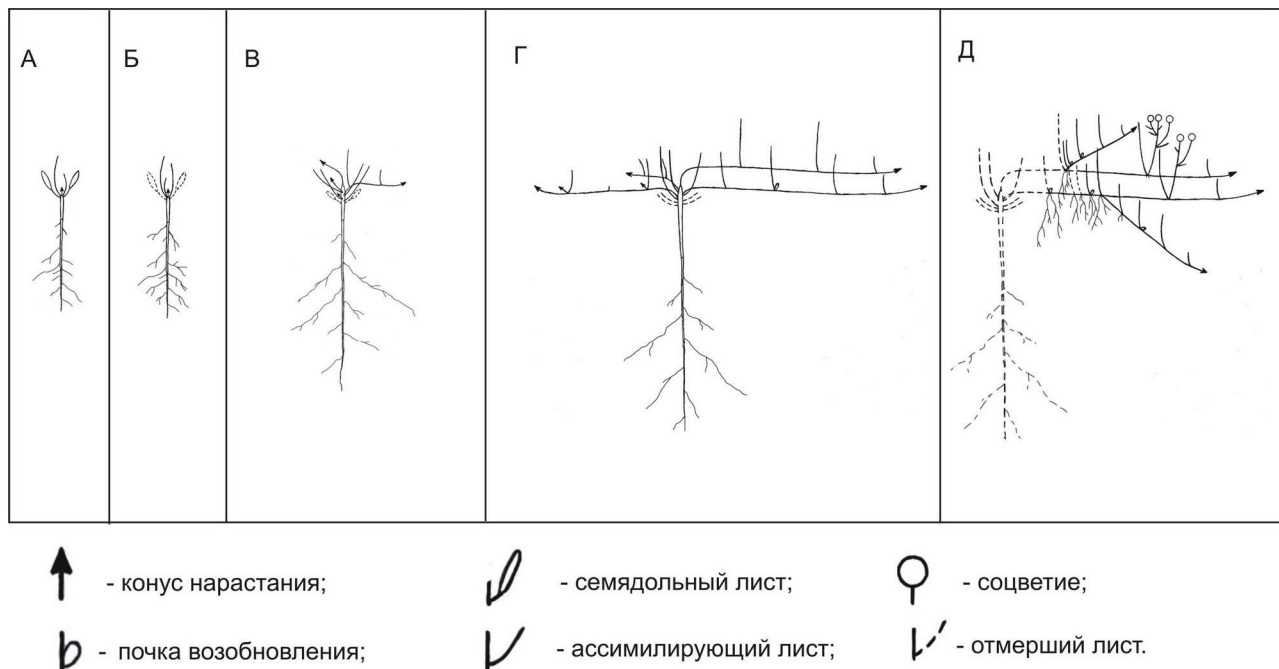


Рис. 1. Этапы становления жизненной формы *Chorisia repens*: А - фаза проростка; Б - фаза розеточного стержнекорневого растения; В - фаза длиннокорневищно-стержнекорневого растения; Г - фаза куртины; Д - фаза клона

На основе изученного материала можно отметить некоторые характерные адаптивные черты в морфологии и морфогенезе данного вида.

1. Во взрослом состоянии жизненная форма *Ch. repens* – травянистый тонко-длиннокорневищный моноподиально нарастающий поликарпик с удлинненным ползучим ветвящимся корневищем и генеративными ортотропными побегами, выходящими из узлов корневищ.

2. Основная часть растения залегает в субстрате. Вегетативные подземные побеги видоизменены в удлинненные горизонтальные корневища, несущие придаточные корни, пазушные почки, ассимилирующие листья и генеративные побеги, это позволяет растению находиться в более стабильной по климатическим параметрам подземной («почвенной») среде.

3. За счет того, что стержневой корень, а затем и ветвящиеся корневища постепенно отмирают, происходит вегетативное размножение растения, что способствует разрастанию и освоению новых территорий.

Онторморфогенез *Ligusticum scoticum*

Лигустикум шотландский (*Ligusticum scoticum* L.) относится к семейству зонтичных (*Apiaceae*). В России этот вид встречается во всех прибрежных районах Дальнего Востока, кроме северной части; вне России распространен на п-ве Корея, в Японии и Северной Америке. Наблюдается дизъюнкция ареала: Азия – Америка (Пименов, 1987).

Лигустикум шотландский – типично прибрежно-морской галофит, произрастающий по галечникам и песчаным берегам морей, на приморских лугах, у подножия и в расщелинах скал, явно выражена узкая экологическая приуроченность (стенобионтность) данного вида.

Ligusticum scoticum был определен как единственный вид рода *Ligusticum* L. (Пименов, 1987, Пименов, Лаврова, 1989). Для взрослого растения определена жизненная форма (Безделев, Безделева, 2006). По этим данным *L. scoticum* – многолетний летнезеленый травянистый

стержнекорневой с многоглавым каудексом симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом.

При изучении онтоморфогенеза *L. scoticum* нами было выделено три основных фазы становления его жизненной формы.

Фаза проростка. Для *L. scoticum* характерно надземное прорастание с вынесением на дневную поверхность двух семядолей длиной до 2,8-3 см и шириной до 2 мм, узколинейно-ланцетной формы, с низбегающим основанием. Между семядолями и основанием корня достаточно хорошо различим гипокотиль длиной 8-10 мм, который, как правило, отличается от корня большей толщиной и более светлой окраской. Развивается стержневая корневая система с главным корнем 4-6 см длины и несколькими короткими (до 6 мм длиной) боковыми корнями.

В течение первого вегетационного сезона на проростке вслед за семядолями развиваются 1-2 настоящих ассимилирующих длинночерешковых листа с тройчато-рассеченной листовой пластинкой (рис. 2 А). Семядоли сохраняются на растении до июля-августа.

Фаза розеточного моноподиально нарастающего стержнекорневого растения. После отмирания семядолей особь сохраняет розетку из 2-4 ассимилирующих листьев (рис. 2 Б). Длина их варьирует от 2 до 3,5 см, длина отдельных долей 0,5-1 см, ширина 0,3-0,8 см. Листовые доли обратнойцевидной формы, с крупно-неравнозубчатым краем с заостренными зубцами; основание листьев полустеблеобъемлющее. Верхушечная почка прикрыта полустеблеобъемлющими основаниями верхних листьев.

В подземной сфере в первый год развивается система из главного и боковых корней. Можно отметить, что уже в первый год корневая система позволяет растению относительно надежно укрепиться в толще почвы за счет длины (до 8-10 см) главного корня и боковых корней, которые, как правило, начинают формироваться почти от самого основания главного корня. Длина боковых корней достигает 2-4 см, они, в свою очередь, могут ветвиться на корни последующих порядков.

В последующие годы жизни у растения наблюдается дальнейшее развитие корневой системы и побега. Побег нарастает моноподиально: каждый год из верхушечной почки растение развивает розеточный побег с 2-3-мя длинночерешковыми листьями.

Эта фаза развития длится до 12-16-летнего возраста растения в зависимости от условий среды. Сохраняется и продолжает развиваться стержневая корневая система, достигающая 15-20 см и более в длину и 1 см в диаметре. Толщина боковых корней в некоторых случаях 4-5 мм, чаще - более тонкие, до 1,5-2 мм в диаметре. Листья на ранних стадиях развития длинночерешковые, с тройчато-рассеченной листовой пластинкой, общая ширина листа 3-8,5 см. В более позднем возрасте на вегетативном побеге развивается до трех тройчатосложных листьев длиной 11-13 см. Каждый из трех листочков, в свою очередь, или тройчатосложный или трехраздельный, длина листочков или долей до 3,5-4 см.

Подземная многолетняя часть монокарпического побега формирует одноглавый каудекс, достигающий 2-2,5 см в длину и 0,5-1 см в диаметре.

Жизненная форма особи во второй фазе – растение со стержневой корневой системой и вегетативным моноподиально нарастающим розеточным побегом с простыми тройчато-рассеченными или тройчатосложными листьями.

Фаза генеративного растения. При переходе растения в генеративное состояние (рис. 2 В) из верхушечной почки образуется полурозеточный генеративный побег первого порядка, а из боковых пазушных почек, как правило, развивается до 5-ти и более вегетативных силлептических розеточных побегов. У генеративного побега междоузлия в нижней части стебля короткие, в верхней – удлиненные, достигают 4 см длины. Побег ветвится, ветвление наблюдается в розеточной и в удлиненной частях растения. Помимо верхушечного соцветия-зонтика, в пазухах ассимилирующих листьев на удлиненной части побега развиваются боковые зонтики. Зонтиков несколько, они образуют общие редкие щитковидные соцветия, всего таких соцветий в среднем 3-4 у молодых и средневозрастных генеративных особей. Стеблевые листья до 12 см длиной, с тройчатыми пластинками; листовые черешки в основании со стеблеобъемлющими пленчатыми узко-ланцетными влагалищами. Боковые побеги несут от двух до четырех ассимилирующих листьев, междоузлия очень короткие, обычно имеют неодинаковую степень развития. Листья, как правило, тройчатосложные, их листочки либо трехраздельные, либо трехлопастные с различной глубиной лопастей. У основания побегов закладываются почки возобновления. После отмирания генеративного побега моноподиальное нарастание побега сменяется симподиальным,

возобновление происходит за счет пазушных почек на многолетней части побега, формируется многоглавый каудекс.

На данном этапе уже взрослая генеративная особь представляет собой стержнекорневой симподиально нарастающий поликарпик с системой вегетативных розеточных и генеративных полурозеточных ортотропных побегов.

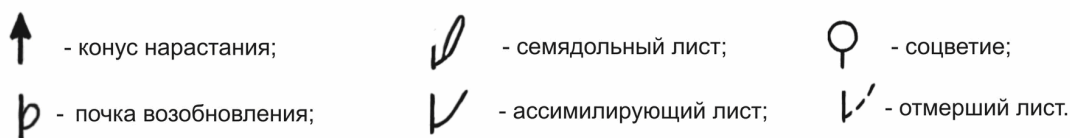
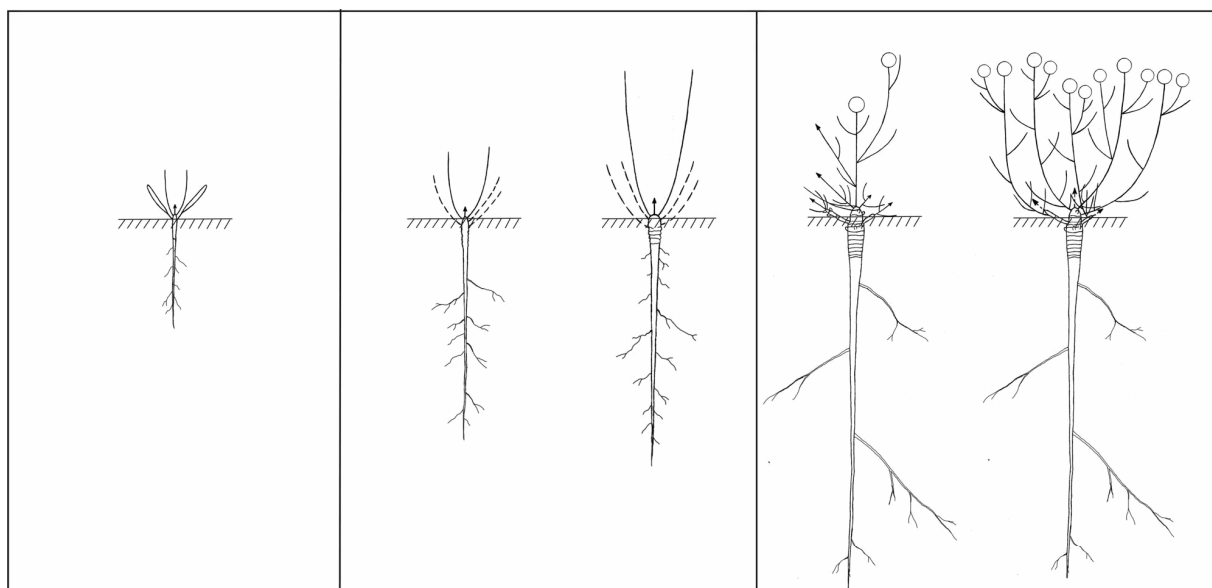


Рис. 2. Этапы становления жизненной формы *Ligusticum scoticum*: А - фаза проростка; Б - фаза розеточного моноподиально нарастающего стержнекорневого растения; В - фаза генеративного растения

Таким образом, при изучении онтоморфогенеза были отмечены особенности, характерные для жизненной формы особей данного вида.

1. Жизненная форма растения во взрослом состоянии – это стержнекорневой симподиально нарастающий поликарпик с системой вегетативных розеточных и генеративных полурозеточных побегов.

2. В вегетативном состоянии для *L. scoticum* характерен розеточный моноподиально нарастающий побег, в генеративном – полурозеточный симподиально нарастающий ветвящийся побег.

3. Многолетняя подземная часть побега представляет собой многоглавый каудекс.

При сравнительном изучении данных видов были отмечены характерные различия при адаптации их к одним и тем же условиям среды.

1. Наблюдаются различия в приспособлениях к подвижному субстрату: у *Chorisis repens* - это побеги, видоизмененные в удлиненные ползучие корневища с большим количеством придаточных корней, которые при случайных разрывах способны сохранять свою жизнеспособность. У *Ligusticum scoticum* стержневая корневая система сохраняется в течение всей жизни, имеет мощное развитие, способна глубоко погружаться в субстрат и достаточно прочно в нем закрепляться.

2. Как особенности адаптации к динамичным условиям среды в надземных органах растений можно отметить у *Ch. repens* почти полное погружение их в субстрат, за исключением листовых пластинок ассимилирующих листьев и генеративных пазушных побегов; тогда как у *L. scoticum* в субстрат погружена только многолетняя часть побега.

3. В онтоморфогенезе *L. scoticum* можно отметить сравнительно долгий вегетативный период до наступления цветения, тогда как *Ch. repens* способен зацвести уже на 2-3 год жизни, при этом он хорошо размножается вегетативно, в отличие от *L. scoticum*, которому свойственно только семенное размножение.

На примере онтоморфогенеза двух изученных видов можно наблюдать богатство возможностей и высокий уровень пластичности в процессе адаптации растений к стрессовым условиям среды. При различном биоморфологическом строении, растения способны одинаково успешно существовать на приморских побережьях.

ЛИТЕРАТУРА

Баркалов В.Ю. Сем. *Asteraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. СПб.: Наука, 1992. С. 355-356.

Бездедев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.

Безделева Т.А. Жизненные формы и приспособления прибрежно-морских растений к условиям обитания // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М.: МПГУ, 2004. С. 29-31.

Безделева, Т.А., Пименова Е.А. Биоморфологические особенности прибрежно-морских растений // Растения в муссонном климате: Матер. конф., посвящ. 50-летию Ботанического сада-института ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 91-93.

Воронкова Н.М., Бурковская Е.В., Безделева Т.А., Бурундукова О.Л. Морфологические и биологические особенности растений в связи с адаптацией к условиям морских побережий // Экология. 2008. № 1. С. 3-9.

Пименов М.Г. Сем. *Apiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1987. Т. 2. С. 187.

Пименов М.Г., Лаврова Т.В. Ревизия видов *Ligusticum* (*Apiaceae*) флоры СССР и описание нового рода *Arafoe* // Ботан. журн. 1989. № 1. С. 96-103.

Пробатова Н.С., Селедец В.П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент-океан» // Вестник ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80-92.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М., Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146-205.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 392 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 382 с.

Шибнева С.Ю. Особенности морфогенеза *Mertensia maritima* (L.) S. F. Gray // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Матер. междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рожд. И.И. Спрыгина, 13-16 мая 2008 г., г. Пенза. Пенза: ПГПУ им. В.Г. Белинского, 2008. Ч. 1. С. 88-90.