УДК 581.41

МОРФОГЕНЕЗ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ *PLAGIORHEGMA DUBIA* MAXIM. (BERBERIDACEAE)

© Т.А. Безделева
Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток
E-mail: 18-02@mail.ru

Представлены результаты изучения морфогенеза *Plagiorhegma dubia* Maxim. в естественных условиях обитания. Выявлен новый, ранее не отмечавшийся, подземно-надземный способ прорастания семян. Жизненная форма – длиннокорневищный травянистый поликарпик с розеточным моноподиально нарастающим побегом и одиночными цветками, выходящими из пазух ассимилирующих листьев. Для вида характерна розеточная моноподиальная модель побегообразования.

Ключевые слова: *Plagiorhegma dubia*, семена, прорастание, жизненные формы, морфогенез, корневище, побег.

Введение

Plagiorhegma dubia Maxim. *(Jeffersonia dubia*) (косоплодник сомнительный) – представитель семейства Berberidaceae Juss., восточно-азиатский вид, реликт третичного периода, произрастающий на российском Дальнем Востоке, в Китае и на п-ове Корея. *P. dubia* – мезофит, обитает в неморальных кедрово-широколиственных и широколиственных лесах, отличающихся умеренно увлажненными, богатыми перегноем и хорошо дренированными почвами, изредка в кустарниковых зарослях (Харкевич, 1987; Шлотгауэр, Мельникова, 1990 и др.).

P. dubia одно из красивейших растений флоры российского Дальнего Востока (рис. 1) и может быть широко использован в озеленении городов, парков и скверов. Для этого необходимо знание биологии растения, его развитие в онтогенезе и поведения в естественных условиях обитания. Однако до сих пор известна только одна небольшая публикация М.Ю. Горбань (2003), касающаяся биоморфологических особенностей косоплодника сомнительного.

Цель работы – изучить морфогенез *P. dubia* в природных популяциях, выявить структуру и процесс формирования жизненной формы.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили разновозрастные особи *P. dubia*, собранные в лиственных (Лазовский район) и кедрово-широколиственных лесах в окрестностях г. Владивостока и в природном заповеднике «Уссурийский» (Уссурийский городской округ).

При изучении морфогенеза использовались морфологические методы описания побегов, корневых систем и жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962, 1964).

Результаты и их обсуждение

В морфогенезе жизненной формы *P. dubia* выделен 1 период и 4 фазы.

Латентный период. Семена *P. dubia* созревают и опадают в начале – середине июня и остаются в состоянии покоя до весны следующего года. Семена темно-коричневые, продолговато-овальной формы с придатком в виде тонкой пластинки с бахромчатым краем (рис. 2). По данным И.А. Ивановой (1985) семена *P. dubia* с недоразвитым зародышем. Исследования И.А. Ивановой (1985) и С.В. Нестеровой (1990) показали, что высевать нужно свежесобранные семена, в этом случае их всхожесть составляет 56% и 81,1% соответственно.

Рис. 1. Общий облик *Plagiorhegma dubia*

Фаза проростка. Семена прорастают в конце апреля – начале мая. Их важной биологической особенностью является способ прорастания. Для *P. dudia* в литературе встречается 2 противоположных мнения о прорастании семян: И.А. Иванова (1985) пишет о подземном, а М.Ю. Горбань (2003) – о надземном типе прорастания.

Изучая онтоморфогенез *P. dubia*, мы столкнулись со своеобразным способом прорастания его семян, который заключается в том, что вначале из семени появляется главный (зародышевый) корешок и гипокотиль, а затем на дневную поверхность выносится первый ассимилирующий лист. Семядоли на этом этапе прорастания остаются под землей в семенной кожуре (рис. 3 а–в; рис.4). После выхода на дневную поверхность первого настоящего листа, семядоли освобождаются от семенной кожуры и в результате вытягивания клеток гипокотиля и его удлинения выходят на дневную поверхность (рис. 3 г–и). Подобный способ прорастания занимает переходное положение между подземным и надземным и может быть назван подземно-надземным. В проанализированных литературных источниках (Васильченко, 1960; Покровская, 1960; Комарова, 1986 и др.), в которых приводится описание проростков и способов прорастания семян большого числа видов, информация о подземно-надземном способе прорастания отсутствует. Разные точки зрения И.А. Ива-

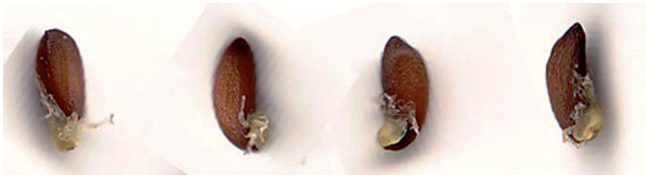

Рис. 2. Семена *Plagiorhegma dubia*

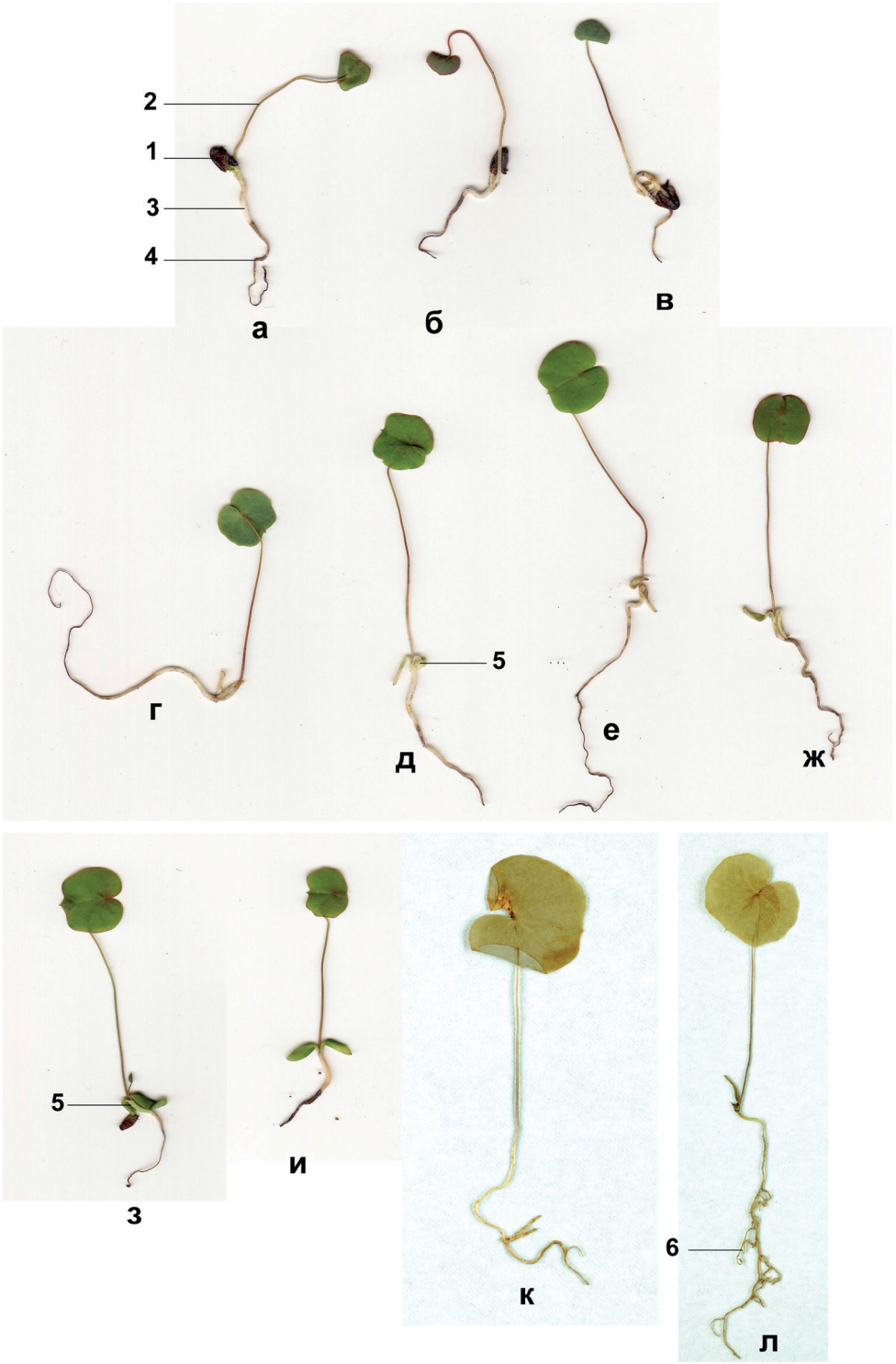

Рис. 3. Прорастание семян и формирование проростков *Plagiorhegma dubia*:
а, б , в – подземный этап прорастания семян; г, д, е, ж –этап выхода семядолей из семенной кожуры; з, и – выход семядолей на дневную поверхность; к, л – проростки в конце вегетации (конец августа)
1 – семя, 2 – первый настоящий лист, 3 – гипокотиль, 4 – главный корень, 5 – семядоли, 6 – боковой корень.

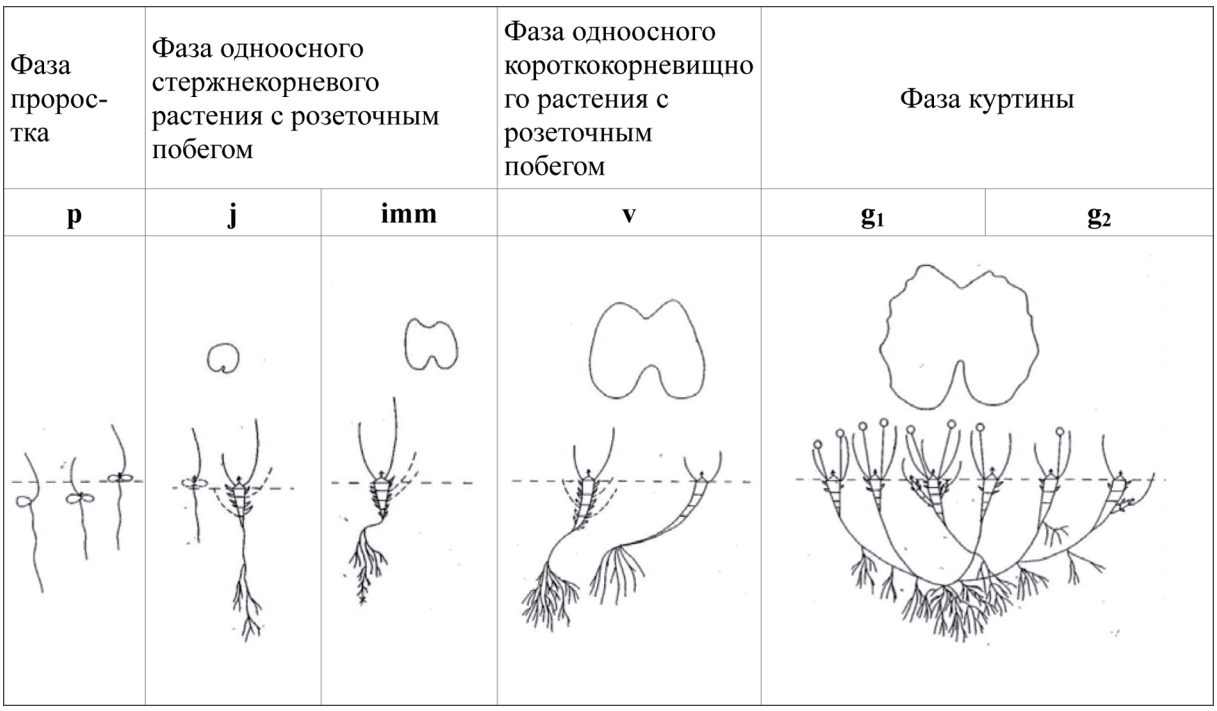

Рис. 4. Схема морфогенеза *Plagiorhegma dubia* в природе.

новой и М.Ю. Горбань на способ прорастания у *P. dubia*, мы можем объяснить только тем, что они наблюдали разные этапы прорастания: первая начальный этап прорастания – выход ассимилирующего листа, а вторая конечный – выход семядолей на дневную поверхность.

В ходе развития у проростков формируется первичный розеточный побег с парой семядольных и 1, реже 2 ассимилирующими листьями, один из которых появляется на дневной поверхности раньше семядолей. Семядоли сидячие, овальные, 0,6–0,7 см длины и 0,15–0,2 см ширины. В состоянии проростка растение остается практически до конца периода вегетации (рис. 3 к, л). За лето пластинки семядолей увеличиваются в размерах, вытягиваются в длину, приобретая удлиненно-продолговатую форму, и достигают 0,7–0,8 см длины. В конце августа семядоли отмирают. Первый настоящий лист длинночерешковый: черешок от 1,5–2,5 см длины в начале прорастания к концу вегетации увеличивается до 7–8 см. Листовая пластинка с плоской, реже округлой верхушкой, и с шипиком в центре, который образован выходящей за пределы листа главной жилкой. Размер листовой пластинки в течение сезона увеличивается: длина от 0,3 см до (0,6) 1,6 см и ширина от 0,6 до (0,7) 1,9 см. Заканчивается побег верхушечной, закрытой почкой с 2–3 чешуевидными листьями. Главный корень 0,9–3,5 см длины, к концу вегетации иногда ветвится и несет до 5 боковых корней. Гипокотиль 0,6–0,9 см длины и 0,07–0,1 см в диаметре, вначале хорошо отличается от главного корня по окраске и диаметру. В дальнейшем отличия сглаживаются и не так четко прослеживаются.

Фаза одноосного стержнекорневого травянистого поликарпика с розеточным моноподиально нарастающим побегом. После отмирания семядолей растение переходит в следующую фазу развития, которая может длиться несколько лет. Побег растения в данной фазе развития – розеточный моноподиально нарастающий. В течение данной фазы развития увеличиваются размеры особи: размеры и степень разветвленности корней, а также размеры листа. Годичный побег несет в основании 3 чешуевидных и 1–2 ассимилирующих длинночерешковых листа. Длина черешка в течение данной фазы морфогенеза увеличивается от 3,2–3,4 см до 7,6–14,2 см; длина листовой пластинки от 0,6–1,7 см до 2,6–3,15 см; ширина от 0,8–2,0 см до 2,3–3,6 см. На верхушке листа появляется выемка, глубина которой достигает 0,12 мм, а ширина – 0,5–1,0 см. Если на побеге развивается 2 листа, то пластинка второго листа меньших размеров, а выемка в основании и на верхушке этого листа глубже и шире в сравнении с первым листом. С возрастом глубина и ширина выемки на верхушке листа, а также в его основании увеличиваются. В течение данной фазы развития в пазухе чешуевидных листьев закладываются почки, которые некоторое время остаются спящими. Корневая система становится более мощной за счет увеличения числа, разрастания и ветвления боковых и придаточных корней. Длина главного корня увеличивается от 3,0 см до 7,6 см, число боковых корней на нем колеблется от 3 до 9 (17). Боковые корни достигают длины 1,0–3,0 см и ветвятся до 3-го порядка, длина придаточных корней увеличивается от 0,7–1,0 см до 7,8–8,5 см. Гипокотиль слабо отличается от главного корня и достигает длины до 0,6–0,7 см, у некоторых особей он изгибается и принимает горизонтальное положение.

Фаза морфогенеза одноосный стержнекорневой травянистый поликарпик с розеточным побегом соответствует ювенильному и имматурному онтогенетическим состояниям.

Фаза короткокорневищно-кистекорневого травянистого поликарпика с розеточным побегом. В природных условиях побег в этой фазе морфогенеза продолжает нарастать моноподиально, ежегодно формируя укороченные розеточные приросты. Годичные розеточные побеги несут 3 (4) чешуевидных и 2–3 ассимилирующих листа. Наиболее крупный чешуевидный лист 0,6–0,7 см длины. Длина черешка увеличивается до 13,0–15,2 см, изменяются размеры листовой пластинки: длина – до 5,2 см, шири-

Рис. 5. Жизненная форма *Plagiorhegma dubia.*

на – до 5,8 см. Побег заканчивается верхушечной почкой с 4–5 зачатками чешуевидных листьев, длина почки достигает 0,8 см. В конце периода вегетации в почке закладывается, кроме чешуевидных, 1–2 ассимилирующих листа. Главный корень практически полностью отмирает, годичные приросты побега входят в состав эпигеогенного корневища, которое принимает наклонное положение. Корневая система в основном представлена придаточными корнями, ветвящимися до 2–4 порядка.

Данная фаза морфогенеза соответствует виргинильному онтогенетическому состоянию

Фаза куртины. Накопив достаточное количество питательных веществ, особи *P. dubia* зацветают и переходят в генеративное состояние. Этот вид по ритму сезонного раз-

вития относится к раноцветущим весенне-летнезеленым лесным растениям, цветение которых приходится на апрель-начало мая – период максимального освещения и благоприятного увлажнения под пологом леса.

На генеративных растениях развиваются как генеративные, так и вегетативные побеги. Оба типа побегов розеточные и нарастают моноподиально. Генеративный побег несет 3–5 чешуевидных и 2–4 ассимилирующих листа. Генеративные органы представлены одиночными цветками, которые выходят из пазух ассимилирующих листьев розеточного побега. Верхушечная почка побега никогда не формирует генеративных органов, оставаясь в течение всей жизни побега вегетативной. Данный вид имеет моноподиальную розеточную модель побегообразования, описанную Т.И. Серебряковой (1979). По определению Т.Д. Михайловой (1970) побеги растений с моноподиальной розеточной моделью побегообразования следует называть поликарпическими, т. к. они, по окончании первой генерации, продолжают нарастать и, в отличие от монокарпических побегов, в течение жизни цветут многократно.

Уже у молодых генеративных растений в природе спящие почки на корневищах, трогаясь в рост, формируют плагиотропные гипогеогенные корневища до 2,5–6,7 см длины, а затем, переходя к ортотропному нарастанию, дают начало эпигеогенным участкам смешанного корневища. Во взрослом генеративном состоянии растения достигают максимального развития. Произрастая в лесу на хорошо дренированных, влажных, богатых лесных почвах, особи *P. dubia* формируют разветвленную систему удлиненных гипогеогенных корневищ длиной до 12–15 см, разрастаются и образуют куртины до 30–40 см в диаметре. Корневая система представлена небольшим числом придаточных корней, отходящих от корневищ.

По системе И.Г. Серебрякова (1964) косоплодник сомнительный относится к подклассу дерновинных травянистых поликарпиков, к группе длиннокорневищных травянистых растений, которые образуют крупные рыхлые куртины (рис. 5). Куртины, как правило, представляют собой систему парциальных кустов, соединенных между собой более или менее длинными подземными корневищами. Длина корневищ зависит от плотности почвы, степени ее аэрации и увлажненности. Во взрослом генеративном состоянии особи *P. dubia* могут достигать возраста в несколько десятков лет. Определить абсолютный возраст невозможно, т.к. корневище нарастая на верхушке, в основании отмирает.

Таким образом, жизненная форма косоплодника сомнительного в природе – длиннокорневищный травянистый поликарпик с розеточным моноподиально нарастающим побегом и пазушными одиночными цветками. Боковые побеги, развивающиеся из спящих почек, также нарастают моноподиально.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И.Т. Всходы деревьев и кустарников. – М.; Л. 1960. – 301 с.

Горбань М.Ю. Биоморфологические особенности косоплодника сомнительного (*Plagiorhegma dubia* Maxim.) // Биологическое разнообразие. Интродукция растений / Материалы третьей Международной научной конференции, 23–25 сентября 2003 г. – С-Петербург, 2003. – С. 305–307.

Иванова И.А. Морфология и особенности прорастания семян джефферсонии // Биология семян интродуцированных растений. – М., 1985. – С. 140–148.

Комарова Т.А. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). – Владивосток, 1986. – 221с.

Михайлова Т.Д. Биоморфологические особенности *Astragalus glycyphyllus* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1970. – Т. 75. – Вып. 5. – С. 74–81.

Нестерова С.В. Изучение прорастания и изменения жизнеспособности семян некоторых травянистых растений // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов. – Ставрополь, 1990. – С. 178–180.

Покровская В.М. Материалы по морфологии проростков и всходов растений северных степей // Тр. Центр. Черноз. гос. заповедника, 1960. – Вып. 6. – С. 173–198.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных – М., 1962. – 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.

Серебрякова Т.И. Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1979. – Т. 84. – Вып. 6. – С. 97–109.

Харкевич С.С. Сем. Барбарисовые – *Berberidaceae*Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1987. – Т. 2. – С. 31–37.

Шлотгауэр С.Д., Мельникова А.Б. Они нуждаются в защите. Редкие растения Хабаровского края. – Хабаровск, 1990. – 287 с.

Доклад представлен на седьмой научной конференции с международным участием «Растения в муссонном климате: острова и растения» (26–29 сентября 2016 г., г. Южно-Сахалинск)

MORPHOGENESIS OF LIFE FORM *PLAGIORHEGMA DUBIA* MAXIM. (BERBERIDACEAE)

T.A. Bezdeleva

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia.

The development of the life forms *Plagiorhegma dubia* Maxim. is reviewed. The new, earlier not noted, hypogeal-epigeal germination of seeds is revealed. Life form of *P. dubia* is long-short rhizomatous herbaceous polycarpic with rosette monopodial growth of shoot and single flowers that are developed in the axil of assimilation leafs. Species is characterized by rosette monopodial pattern of shoot formation.

Key words: *Plagiorhegma dubia*, seems, germination, life forms, ontogeny, rhizome

Il. 5. Bibl. 12