

Варианты строения и развития монокарпического побега *Petasites spurius* (Asteraceae)

© М.Н. Шаклеина, Н.П. Савиных, С.В. Шабалкина

ФГБОУ ВО Вятский государственный университет, г. Киров, Россия
e-mail: mariyashakleina@mail.ru

В работе представлены результаты изучения строения и развития монокарпического побега *Petasites spurius*, а также его побеговых систем в целом. Выявлены основные адаптации особей к условиям переменного обводнения и быстрому занятию территории: образование нижней зоны торможения, которая выносит на поверхность субстрата листья срединной формации; проявление динамической (разные пути развития монокарпического побега) и структурной (в строении синфлоресценций) поливариантности.

Ключевые слова: *Petasites spurius*, монокарпический побег, структурно-функциональная зона, синфлоресценция, динамическая поливариантность, структурная поливариантность

При изучении строения и развития растений часто выявляются варианты структур и особенности их развития, отличающиеся от типичных. Такое явление в биоморфологии получило название поливариантности развития – различная реализация общей программы морфогенеза и онтогенеза в связи с условиями среды, отражающая биоморфологическую изменчивость, т. е. проявления мобилизационного резерва внутривидовой изменчивости. Выделяют несколько типов поливариантности развития (морфологическая, динамическая и др.), которые обычно рассматривают как модификации или проявление мобилизационного резерва внутривидовой изменчивости (Zhukova, Glotov, 2001).

Материалы и методы

Исследование проводили в течение вегетационных сезонов 2013–2016 гг. в сообществах, расположенных на песчаном пляже правого берега р. Вятка в окрестностях д. Назаровы Орловского района Кировской области. Объектом исследования послужили целостные побеговые системы и их участки, монокарпические побеги (МП) – monoparic shoot (MS) и отдельные вегетативно-генеративные побеги. Полученные результаты отражали в виде схем и рисунков.

Результаты

Petasites spurius (Retz.) Reichenb. – белокопытник ложный – летнезелёный травянистый

поликarpик с удлинённым геофильным участком, малолетник вегетативного происхождения, геофит с побегами, формирующимися по симподиальной модели побегообразования (по: Serebryakova, 1977). Структурная единица побеговой системы с учетом фазы почки – трициклический МП, дважды изменяющий направление роста, укореняющийся вслед за нарастанием. В строении МП, в соответствии с терминологией И.В. Борисовой и Т.А. Поповой (Borisova, Popova, 1990), выделены структурно-функциональные зоны (Рис. 1): нижняя зона торможения (НЗТ) – lower inhibition zone (LIZ), средняя зона торможения (СЗТ) – middle inhibition zone (MIZ) и верхняя зона торможения (ВЗТ) – upper inhibition zone (UIZ), зона возобновления (ЗВ) – innovation zone (IZ), зона обогащения (ЗО) – amplification zone (AZ), главное соцветие (ГС) – main inflorescence (MI) и скрытогенеративная зона – СГЗ (по: Savinykh, 1999) – hidden generative zone (HGZ). НЗТ представлена метамерами геофильного ортотропного участка с длинным междоузлем (ДМ) – long internode (LI), узлом с листом низовой формации (ЛНФ) – leaf of the lower formation (LLF), почкой и метамерами надземного анизотропного побега – из короткого междоузлия (КМ) – short internode (SI), узла с листом срединной формации (ЛСФ) – leaf of the middle formation (LMF) и почкой. ЗВ образована метамерами с длинным междоузлем, узлом с ЛНФ и поч-

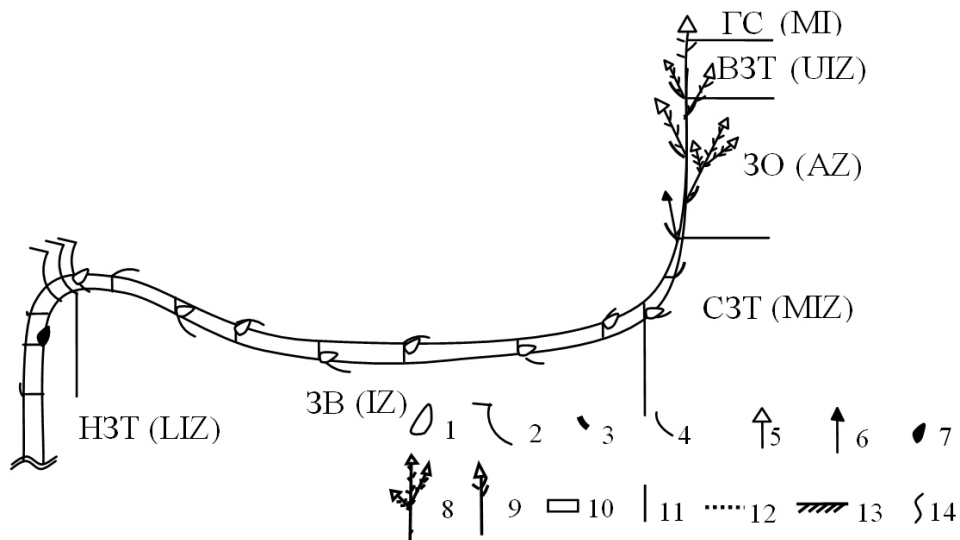


Рисунок 1. Структурно-функциональные зоны монокарпического побега *Petasites spurius* (обобщенная схема): 1 – почка возобновления; 2 – лист срединной формации; 3 – лист верховой формации; 4 – лист низовой формации; 5 – корзинка; 6 – неразвившийся паракладий; 7 – спящая почка; 8 – разветвлённый паракладий; 9 – неветвящийся паракладий; 10 – многолетняя часть побега; 11 – однолетняя часть побега; 12 – отмершие структуры; 13 – уровень грунта; 14 – место морфологической дезинтеграции. Буквенные обозначения приведены в тексте.

Figure 1. Structural and functional zones of monocarpic shoot *Petasites spurius* (generalized scheme): 1 – renewal bud; 2 – leaf of the middle formation; 3 – leaf of the upper formation; 4 – leaf of the lower formation; 5 – the head; 6 – undeveloped paracladium; 7 – dormant bud; 8 – branched paracladium; 9 – non-branching paracladium; 10 – perennial part of the shoot; 11 – annual part of the shoot; 12 – dead structures; 13 – ground level; 14 – place of morphological disintegration. The abbreviations are given in the text.

кой горизонтально расположенного геофильного участка МП.

Развитие и строение МП *P. spurius* обусловлены положением почек в побеговой системе, глубиной их расположения, степенью подвижности субстрата. Рассмотрим разные варианты.

1) Из почки в пазухе ЛНФ ЗВ к середине-концу ноября развиваются ортотропные удлинённые геофильные от 25 до 55 см участки МП, которые в промежуточную (по: Serebryakov, 1959) фазу его развития – геофильного побега I (Рис. 2b) состоят из 5–7 метамеров с ЛНФ и редкими почками. На верхушке располагается апикальная вегетативная почка ёмкостью в среднем 5 метамеров, длиной от 2,8 до 6,7 см (промежуточная I). По выходе на поверхность весной из неё формируется розеточный участок МП с 3–4 метамерами из КМ, узла с ЛСФ и почкой. На верхушке заложена новая промежуточная вегетативная почка. Этот период в развитии МП соответствует фазе вегетативного ассимилирующего побега (Рис. 2с).

Далее, в летний период, рост побега изменяется на косо вниз направленный с образованием ЛНФ, и побег погружается в субстрат. Начинается ещё одна промежуточная фаза в развитии МП – геофильного побега II (Рис. 2d). К осени эти участки достигают в длину 1,5–3 м, на верхушке их формируется почечный комплекс из закрытой

терминальной (финальной) вегетативно-генеративной почки и ниже расположенных вегетативных почек. После периода покоя рано весной (в апреле-мае, если территория не залита водой) МП переходит в фазу бутонизации, цветения и плодоношения (Рис. 2е).

Структурно-функциональные зоны в цветочной части МП выделены в зависимости от ветвления боковых побегов и степени развития корзинок. На его верхушке расположено ГС из одной корзинки. Ниже – 3–5 метамеров без пазушных соцветий – ВЗТ. За этой зоной находится до 15 метамеров с длинными боковыми осями с корзинами на верхушке. Этот участок мы определили как ЗО. Степень ветвления боковых побегов в ее составе уменьшается акропетально (Рис. 3). Далее в базипетальном направлении следуют один-два метамера с заложёнными, но не раскрытыми корзинами – СГЗ. Эти структурно-функциональные зоны типичны для синфлоресценции *P. spurius* – метелки из корзинок (Рис. 3а). При отсутствии СГЗ синфлоресценция представлена щитковидной метелкой из корзинок (Рис. 3б), а без ветвящихся паракладиев в ЗО – подобна щитку из корзинок (Рис. 3с). По окончании плодоношения надземная ортотропная часть МП отмирает, а оставшийся фрагмент базального участка по происхождению является гипо-эпигеогенным; это – короткая фаза

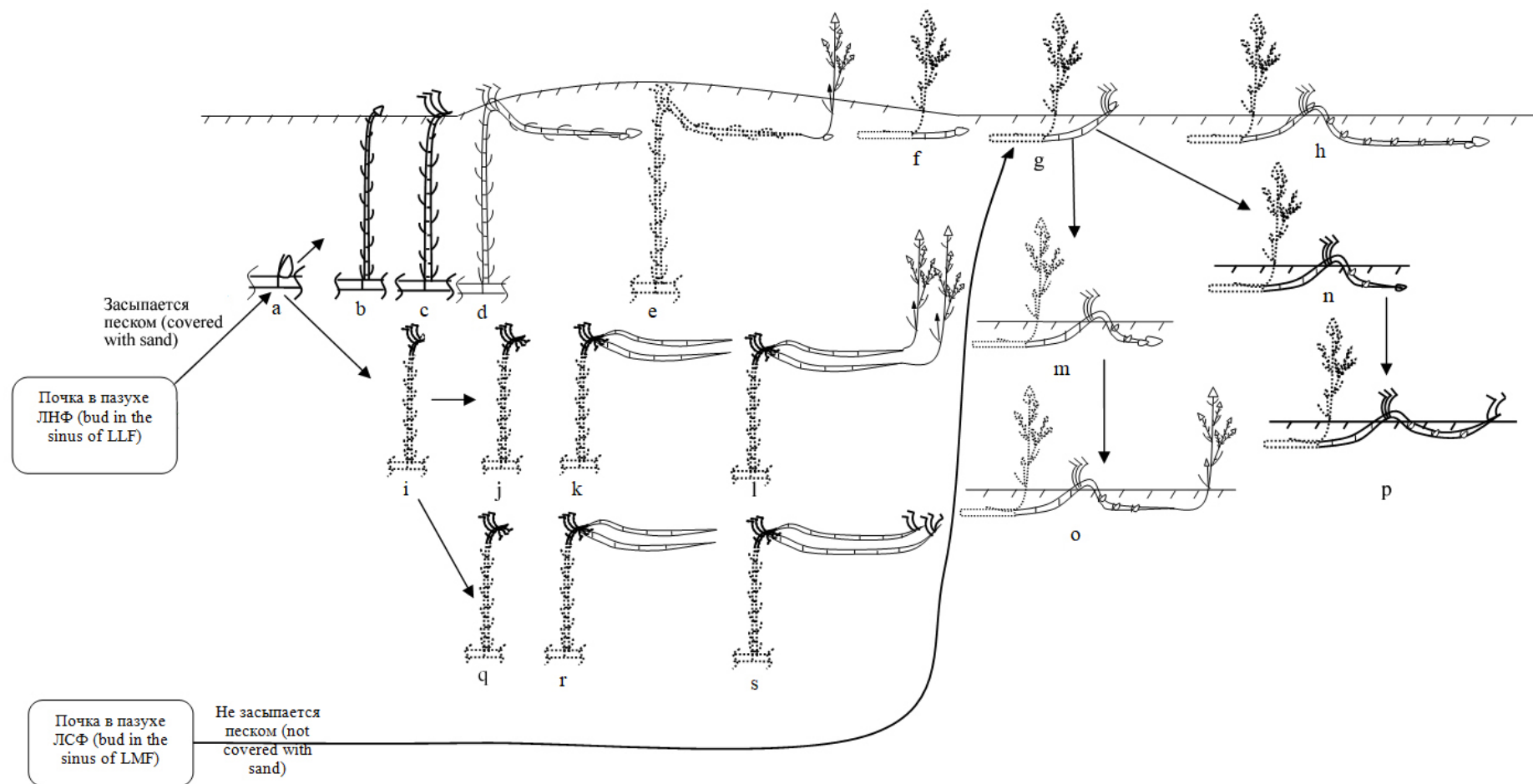


Рисунок 2. Развитие монокарпического побега *Petasites spurius* на песчаных пляжах по берегам рек: а–s – фазы развития МП (пояснения в тексте; придаточные корни не указаны), условные обозначения те же, что на рисунке 1.

Figure 2. Development of a monocarpic shoot of *Petasites spurius* on sandy beaches along river banks: a–s – phases of MS development (explanations in the text, additional roots are not indicated), the symbols are the same as in figure 1.

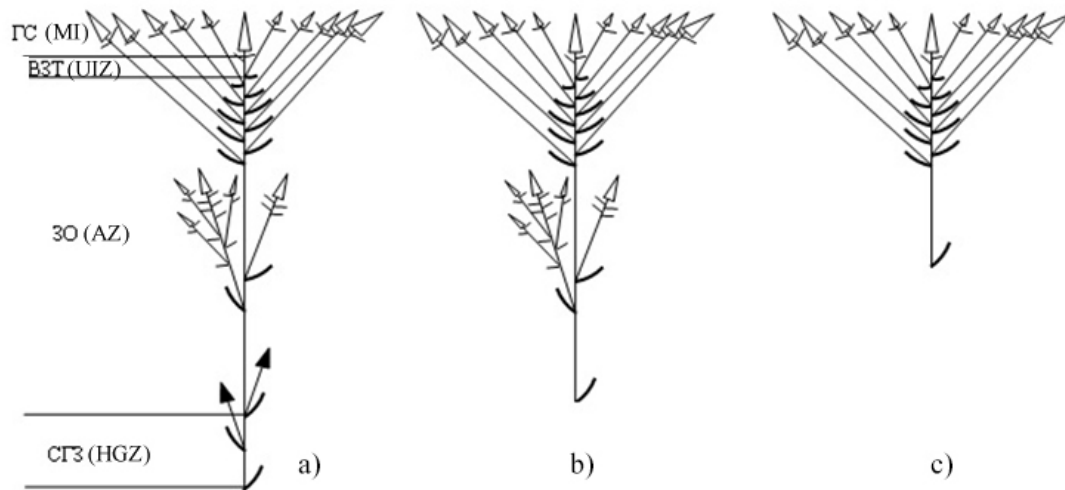


Рисунок 3. Поливариантность строения синфлоресценции *Petasites spurius*, условные обозначения те же, что на рисунке 1.

Figure 3. Polyvariance of the structure of synflorescence of *Petasites spurius*, the notation is the same as in figure 1.

вторичной деятельности в развитии МП (Рис. 2e–f): 2–3 месяца до начала дезинтеграции.

2) Из боковых почек терминального комплекса развивается побег замещения, который после формирования небольшого геофильного плагиотропного участка выходит на поверхность с образованием розеточного участка с ЛСФ. Он также имеет промежуточную вегетативную почку (Рис. 2g); затем изменяется направление роста, побег, заглубляясь в субстрат, образует плагиотропный участок (Рис. 2m, n). Дальнейшее развитие побега определяется строением его терминальной почки. Из вегетативной формируется побег с неполным циклом развития (Рис. 2p), способствующий расселению и закреплению особи. Из терминального комплекса – типичный МП (Рис. 2o).

3) При образовании побегов из почек, расположенных в пазухе ЛСФ розеточного участка (Рис. 2i) без периода покоя формируется розеточный побег следующего порядка (Рис. 2j). Иногда у него изменяется рост оси на косо вниз направленный с образованием плагиотропного геофильного участка с ЛНФ и почками возобновления (Рис. 2k). При формировании терминальной вегетативно-генеративной почки, он проходит этапы развития, описанные для типичного МП (Рис. 2l), но без фазы геофильного побега I. Исходный побег развивается как типичный МП, со всеми фазами. Поэтому на основе одного МП формируется система из двух МП (Рис. 2l). В другом случае развитие побега останавливается на фазе вегетативного ассимилирующего (Рис. 2q–s) с формированием побегов с неполным циклом развития. Этот вариант развития МП *P. spurius* встречается крайне редко.

Заключение

Таким образом, в зависимости от толщины песчаного субстрата МП *P. spurius* могут быть двух видов: с ортотропным геофильным участком и без него. По-видимому, образование НЗТ в фазу геофильного побега I является адаптацией к выносу почки на поверхность субстрата при засыпании её песком при сохранении симподиальной полурозеточной модели побегообразования. Динамическая и структурная поливариантность развития МП *P. spurius* обеспечивает существование, быстрое расселение и закрепление особей в местах с переменным увлажнением (обводнением) и подвижным субстратом.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ (проект № 16-04-01073).

Список литературы

- [Borisova, Popova] Борисова И.В., Попова Т.А. 1990. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав. Бот. журн. Т. 75. №10. С. 1420–1426.
- [Savinykh] Савиных Н.П. 1999. Побегообразование, морфогенез *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) и происхождение полурозеточных трав. Бот. журн. Т. 84. №6. С. 20–31.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1959. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. Уч. зап. Моск. пед. ин-та. Вып. 5. С. 3–37.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. №2. С. 112–128.
- [Zhukova, Glotov] Жукова Л.А., Глотов Н.В. 2001. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений. Онтогенез. Т. 32. №6. С. 455–461.

**The variants of structure and development of monocarpic shoot
Petasites spurius (Asteraceae)**

© M.N. Shakleina, N.P. Savinykh, S.V. Shabalkina

Vyatka State University, Kirov, Russia
e-mail: mariyashakleina@mail.ru

Results of studying the features of the structure and development of monocarpic shoot of *Petasites spurius*, as well as its shoot systems are presented. The basic adaptations of the species to the conditions of variable watering and the rapid occupation of the territory, namely: the formation of the lower inhibition zone, which provides the removal of the leaves of the middle formation assuring the substrate surface, the manifestation of dynamic (different ways of development of MS) and structural (in the structure of synflorescence) polyvariance are identified.

Keywords: *Petasites spurius*, monocarpic shoot, structural-functional zone, synflorescence, dynamic polyvariance, structural polyvariance

References

- Borisova I.V., Popova T.A. 1990. Raznoobraziye funktsionalno-zonalnoi struktury pobegov mnogoletnikh trav [Diversity of functional-zonal structure of shoots of perennial herbs]. *Botanicheskii Zhurnal*. 75(10): 1420–1426. (In Russ.)
- Savinykh N.P. 1999. Pobegoobrazovaniye, morfogenez *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) i proiskhozhdeniye polurozetochnykh trav [Shoot formation, morphogenesis *Veronica gentianoides* Vahl. (Scrophulariaceae) and the origin of semirosette herbs]. *Botanicheskii Zhurnal*. 84(6): 20–31. (In Russ.)
- Serebryakov I.G. 1959. Tipy razvitiya pobegov u travyanistykh mnogoletnikov i faktory ikh formirovaniya [Types of development of shoots in herbaceous perennials and factors of their formation]. *Uchenyye zapiski Moskovskogo pedagogicheskogo universiteta* [Scientific notes of the Moscow Pedagogical University]. 5:3–37. (In Russ.)
- Serebryakova T.I. 1977. Ob osnovnykh "arkhitekturnykh modelyakh" travyanistykh mnogoletnikov i modusakh ikh preobrazovaniy [On the main "architectural models" of herbaceous perennials and the modes of their transformation]. *Byull. MOIP. Otd. Biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 82(2): 112–128. (In Russ.)
- Zhukova L.A., Glotov N.V. 2001. Morfologicheskaya polivariantnost ontogeneza v prirodnykh populyatsiyakh rastenii [Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations]. *Ontogenesis*. 32(6): 455–461. (In Russ.)