

З.В. Комир

МОРФОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ *ECHINOPS RUTHENICA* BIEB. *EX SITU*

эмбриональная особь, проростки, ювенильные особи, имматурные особи, виргинильные особи, побег

Согласно Закону Украины «О природно-заповедном фонде Украины» (статья 31), ботанические сады обязаны сохранять редкие виды растений местной флоры *ex situ*. Культивирование растений в ботанических садах позволяет проводить их детальное изучение, в том числе и изучение жизненного цикла (онтогенеза) в новых условиях. В зависимости от условий произрастания может изменяться цикл развития, жизненная форма, морфологические особенности растения, биологические особенности прорастания семян. Все это требует изучения онтогенеза растений в каждом конкретном условиях культивирования. На основе изучения онтогенеза растений решаются разнообразные теоретические и практические вопросы. Познание закономерностей формирования приспособительных признаков и свойств растений в связи с условиями существования открывает перспективу планомерного управления их морфогенетическими процессами в практической деятельности человека.

В задачу исследований входило изучение жизненного цикла *Echinops ruthenica* Bieb. в связи с его сохранением *ex situ*.

Изучали модельные растения, выращенные из семян местной репродукции. Жизненный цикл растения изучали по методике И.П. Игнатъевой [7]. Онтогенетическая терминология приводится по О.В. Смирновой и др. [18], морфологическая – в соответствии с атласами по описательной морфологии высших растений [1, 20-22]. Биологические особенности прорастания свежесобранных семян определяли согласно международным правилам определения качества семян [9]. Для изучения полевой всхожести плоды высевали в грунт под зиму. Абсолютный вес плодов определяли по общепринятой методике [8]. Описания иллюстрировали оригинальными рисунками, используя бинокуляр МБС-10. Латинское название растения приведено по Черепанову С.К. [23].

Echinops ruthenica (мордовник русский) – многолетнее травянистое растение семейства Asteraceae. Произрастает в степных и лесостепных районах Украины, в Крыму на степных склонах, каменистых обнажениях, песках, сухих лесных опушках и в зарослях кустарников. Относится к числу экономически важных растений: лекарственных, витаминных, медоносных, жирно- и эфирно-масличных, декоративных, мелиоративных. Является тонизирующим средством: повышает возбудимость центральной нервной системы, спинного мозга, мышечной системы. В народной медицине используется как потогонное и мочегонное средство, при истощении и кожных болезнях. Жирные масла пригодны для изготовления олифы. Применяется также для задернения откосов, оврагов, склонов [2, 3, 6, 24]. В Харьковской области является редким растением [4].

В жизненном цикле мордовника русского в течение 20 лет культивирования мы выделили следующие периоды и возрастные состояния: период первичного покоя (латентный); прегенеративный (виргинильный) период: проростки, ювенильные особи, имматурные особи, виргинильные особи; генеративный период.

Период первичного покоя (латентный). Индикаторным признаком этого периода является эмбриональная особь (плод), отделившаяся от материнского растения и существующая самостоятельно [10] (рис.1). Плод – семянка 0,70 – 0,90 см длины, 0,15 – 0,17 см ширины; прямостоячая, вальковатая, веретеновидная, с пленчатой коронкой; густоопушенная, бороздчатая, кремовая. Семя без эндосперма. Зародыш очень большой, узкий, прямой, линейный. Абсолютный вес плодов 10,0 г. Рубчик маленький, базальный, округлый. Семена имеют период покоя. Фактором, снимающим покой, является сухое хранение в течение 3-х месяцев. Семена прорастают на 5 – 7-й день. В течение 15 – 17 дней прорастает 90% семян, остальные (10%) загнивают. Полевая всхожесть 65%. Тип прорастания надземный.

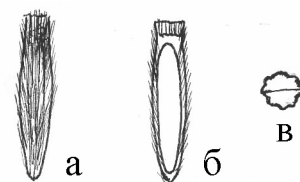


Рис.1. Семянка:
а – внешний вид,
б – продольный разрез,
в – поперечный разрез

Прегенеративный (виргинильный) период. Проростки (всходы) (рис.2). К проросткам относятся особи, имеющие семядоли и 5 листьев. Гипокотиль 0,9 – 1,0 см длины, 0,1 см в диаметре, голый, окрашенный. Семядоли 0,9 – 1,0 см длины, 0,3 – 0,4 см ширины; эллиптические, клиновидно суженные в черешки 0,6 – 0,7 см длины; голые; жилкование перисто-сетчатое. Эпикотиль не развит, всходы имеют форму розетки. Первые два листа развиваются супротивно, последующие – поочередно. Листорасположение вкладное. Пластинка первых двух листьев 1,5 – 1,7 см длины, 0,4 – 0,5 см ширины; эллиптическая с заостренной верхушкой и клиновидным основанием; край цельный, шиповатый; жилкование перисто-сетчатое; черешок 1,0 – 1,5 см длины, голый. Последующие листья увеличиваются в размерах, край листовой пластинки становится мелкопильчатым. Главный корень стержневой, ветвится на корни второго и третьего порядков. Продолжительность жизни проростков 45 – 50 дней (первая декада мая – вторая декада июня). Ювенильные особи. У ювенильных особей семядоли отмирают; развиваются шестой, седьмой, восьмой листья; край листовой пластинки становится выемчатым. В пазухах листьев закладываются почки возобновления. Отмирает первый лист. Базальная часть побега втягивается в землю на глубину 0,5 см. Продолжается рост главного корня. Продолжительность данного возрастного состояния 25 – 30 дней (третья декада июня – третья декада июля). Имматурные особи. У имматурных особей развиваются девятый, десятый, одиннадцатый листья, пластинка которых становится лопастной. Продолжается втягивание базальной части главного побега в землю, на ней развиваются первые придаточные корни. Отмирают второй и третий листья. Продолжительность жизни имматурных особей 25 – 28 дней

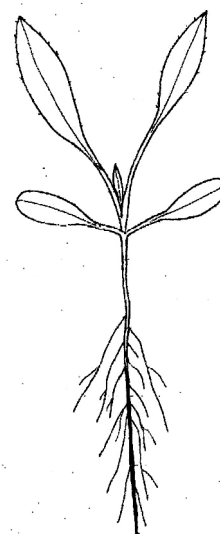


Рис.2. Проросток

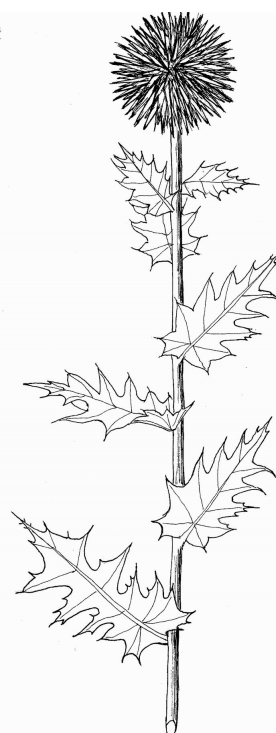


Рис.3. Верхняя часть вегетативно-генеративного побега

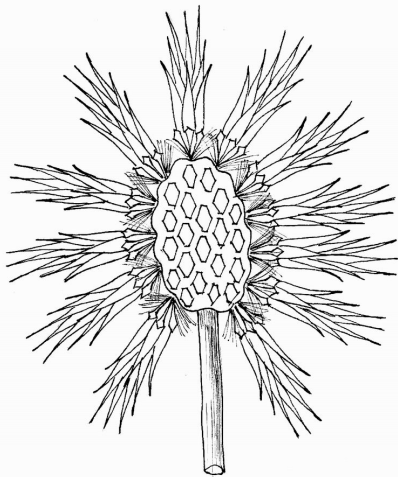


Рис.4. Сложная корзинка



Рис.5. Одноцветная корзинка

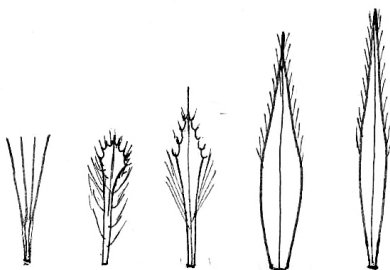


Рис.6. Листочки обертки одноцветной корзинки

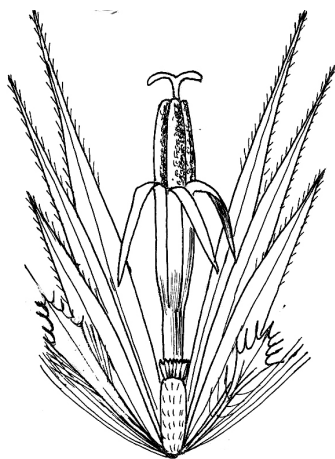


Рис.7. Трубочатый цветок в корзинке

(первая – третья декада августа). Виргинильные особи. У виргинильных особей развиваются дефинитивные (взрослые) листья: двуперистораздельные с шиповатым краем. В акропетальном направлении трогаются в рост пазушные почки, образуя побеги второго порядка (дочерние розетки). Продолжается образование и рост придаточных корней на базальной части главной оси: число их к концу вегетационного периода увеличивается до 7 – 8, длина до 10,0 – 15,0 см, диаметр до 0,1 см. Диаметр главного корня увеличивается до 0,6 – 0,7 см. Образование новых листьев, а также побегов второго порядка продолжается до конца вегетационного периода. Втягиваются в землю базальные части побегов второго порядка. На них начинают развиваться придаточные корни. Формируется каудекс.

Генеративный период. Наступает в третьей декаде мая второго года жизни. Из верхушечной почки розеточного побега развивается вегетативно-генеративный побег, имеющий в основании укороченные междоузлия, в остальной части – удлиненные, т.е. побег полурозеточный. Он ортотропный, удлиненный, закрытый, простой или ветвящийся, монокарпический (рис. 3.). Листья такого побега отличаются от листьев розеточного побега как по форме (они перистораздельные), так и по размерам (они значительно меньше). Соцветие – сложная корзинка с укороченными главной и боковыми осями (рис. 4), несущими одноцветные корзинки (рис. 5). Обертка корзинки многорядная, из 20 листочков, листочки обертки разные (рис. 6.). Листочки наружного ряда щетинистые, белые; внутренние – лопатчатые, по краю бахромчатые, опушенные, двухцветные, килеватые, свободные (6 штук); ланцетовидные, килеватые, трехцветные, опушенные, свободные (8 штук). Корзинка обоеполоая, гомогенная, многоцветковая, шаровидная, зацветание базипетальное. Цветки трубчатые. Чашечка редуцирована в хохолок, который представлен пленчатой коронкой. Пленчатые щетинки снизу наполовину спаянные, сверху свободные, мелко реснитчатые. Пыльники тычинок слипаются и образуют пыльниковую трубку, через которую проходит столбик пестика. Венчик рассеченный (рис. 7). Созревание плодов начинается в первой декаде августа и заканчивается в первой декаде сентября. К концу вегетационного периода отмирает надземная часть всех побегов, жизнеспособными остаются углубленные в почву их базальные части, входящие в состав каудекса (рис. 8).

В течение 20 лет культивирования *Echinops ruthenica* находится в состоянии средневозрастных генеративных особей.

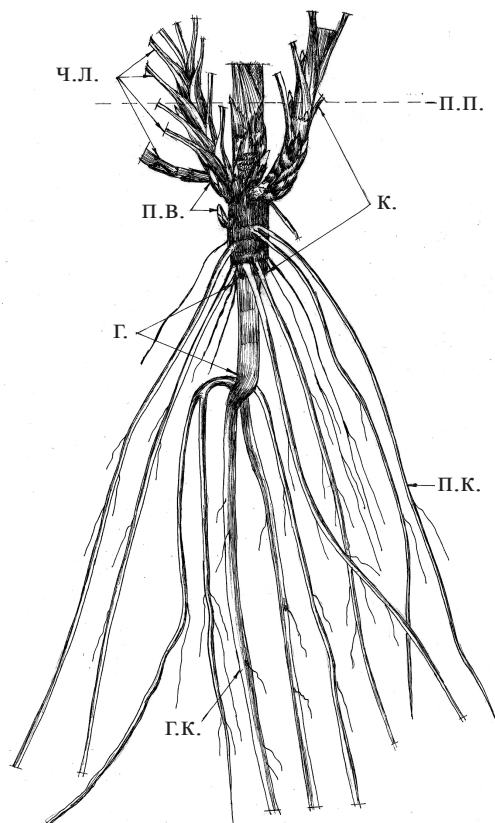


Рис.8. Молодая генеративная особь:

п.п. – поверхность почвы,
г.к. – главный корень,
г. – гипокотиль,
п.к. – придаточные корни,
п.в. – почки возобновления,
к. – каудекс,
ч.л. – черешки листьев

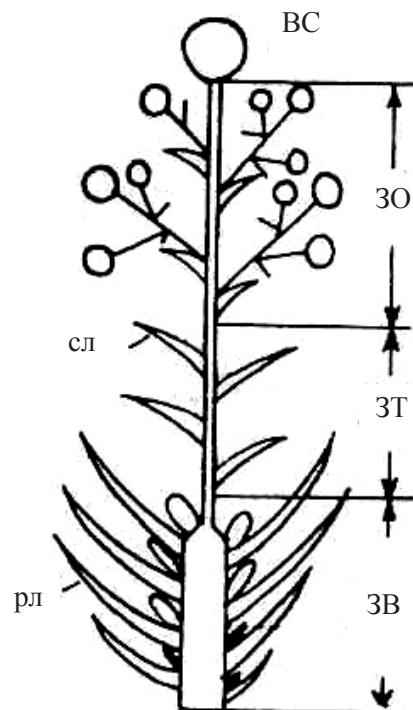


Рис.9. Схема функционально-зональной структуры монокарпического побега (по Troll, [25]):

3В – зона возобновления,
3Т – зона торможения,
3О – зона обогащения,
ВС – верхушечное соцветие,
рл – розеточный лист,
сл – стеблевой лист

Таким образом, проведенное исследование показало, что жизненный цикл *Echinops ruthenica ex situ* относится к типу жизненного цикла с резким крутым подъемом биологической кривой в его начале [15].

В виргинильном периоде онтогенеза выделены все четыре возрастные состояния, основными признаками которых являются: для проростков – наличие семядолей; для ювенильных особей – закладка пазушных почек, переходная форма листьев, втягивание базальной части главного побега в почву; для иматурных особей – развитие первых придаточных корней и новой переходной формы листьев; для виргинильных – развитие дефинитивных листьев, ветвление главного побега, формирование каудекса, формирование стержне-кистекарневой жизненной формы.

Темп развития растений [19] быстрый: генеративный период наступает на втором году жизни.

Цикл развития побегов трехфазный: почка → розеточный побег → полурозеточный побег. Ось первого и последующих порядков в первый год жизни нарастает моноподиально. Возобновление побегов симподиальное. Побеги разнотипные: укороченные (розеточные) – вегетативные (с двуперисторассеченными листьями, с

моноподиальным типом нарастания) и удлинённые (полурозеточные) – вегетативно-генеративные (с перистораздельными листьями меньших размеров и симподиальным типом нарастания).

Вегетативно-генеративный побег является структурно-функциональной единицей побеговой системы растения. На нем нами выделено 4 структурно-функциональных зоны: зона возобновления (ЗВ), зона торможения (ЗТ), зона обогащения (ЗО) и верхушечное соцветие (ВС) [16, 17, 25] (рис.9). Зона возобновления находится в почве. Здесь закладываются почки, из которых развиваются побеги возобновления. Зона торможения расположена над нею. Она, как правило, не имеет пазушных почек или они отмирают, не реализуясь в побеге ветвления. Эта часть побега выполняет функцию фотосинтеза. Зона обогащения представляет собой разветвленный участок побега, несет силлептически развивающиеся цветочные побеги второго и третьего порядков. Ее функции – фотосинтез и репродукция. У некоторых экземпляров зона обогащения отсутствует. Заканчивается монокарпический побег сложным соцветием. Функция этой части побега репродуктивная. Согласно классификации «архитектурных моделей» растений Т.И. Серебряковой [14], по характеру побегообразования *Echinops ruthenica* следует отнести к первой «архитектурной модели» – многолетняя трава с однотипными, полурозеточными, закрытыми побегами. На базе этой «архитектурной модели» сформировалась жизненная форма *Echinops ruthenica*.

Корневая система вначале стержневая, затем становится стержне-кистевой. Каудекс надземного происхождения – эпигеогенный [13].

По классификации жизненных форм растений И.Г. Серебрякова [11], *Echinops ruthenica* в природе (Харьковская область) является длинностержнекорневым многоглавым травянистым поликарпиком и никогда не образует придаточных корней. Изменение жизненной формы *Echinops ruthenica ex situ* на стержне-кистекорневую очевидно связано с созданием благоприятной жизненной среды при культивировании (аэрация, увлажнение, рыхлость почвы, отсутствие конкуренции с другими видами растений), свидетельствует об экологической пластичности вида и подтверждает мнение В.Н. Голубева [3] и И.Г. Серебрякова [12] о том, что стержне-кистекорневая жизненная форма растений является переходной от стержнекорневой жизненной формы к кистекорневой.

1. Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. – Л.: Наука, 1986. – 392 с.
2. Гаммерман А.Ф., Гром И.И. Дикорастущие лекарственные растения СССР. – М.: Медицина, 1976. – 286 с.
3. Голубев В.Н. Материалы к эколого-морфологической и генетической характеристике жизненных форм травянистых растений // Ботан. журн. – 1957. – 42, № 7. – С. 1055 – 1072.
4. Горелова Л.Н., Алехин А.А. Редкие растения Харьковщины. – Харьков, 1999. – 52 с.
5. Губанов И.А., Крылова И.Л., Тихонова В.Л. Дикорастущие полезные растения СССР. – М.: Мысль, 1976. – 360 с.
6. Иващин Д.С., Катина З.Ф., Рыбачук И.З. и др. Лекарственные растения Украины. – Киев: Урожай, 1974. – 358 с.
7. Игнатъева И.П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. – М., 1983. – 55 с.
8. Комир З.В. Формирование биоморфы *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop. в онтогенезе // Наукові записки, сер. біол. – 2007 3(33). – С. 41 – 46.
9. Международные правила определения качества семян / Под ред. И.Р. Леурды. – М.: Колос, 1969. – 182 с.
10. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. – М.: 1997. – 630 с.
11. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника, 1946. – 3, – С. 146 – 205.

12. *Серебряков И.Г.* Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. – 1955. – 60, вып. 3. – С. 77 – 91.
13. *Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. – 1965. – 70 (2) – С. 67 – 81.
14. *Серебрякова Т.И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. – 1977. – 82 (5) – С. 112 – 127.
15. *Серебрякова Т.И.* Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. – 1971. – 76 (1) – С. 105 – 117.
16. *Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р.* Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (Rosaceae) // Ботан. журн. – 1986. 71, № 2. – С. 154 – 167.
17. *Серебрякова Т.И., Петухова Л.В.* «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. – 1978. – 83, вып. 6. – С. 51 – 66.
18. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М.* и др. Ценопопуляции растений. – М.: Би., 1976. – 217 с.
19. *Уранов А.А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. – 1960. – 65 (3) – С. 77 – 92.
20. *Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. – Л.: Наука, 1975. – 390 с.
21. *Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. – Л.: Наука, 1979. – 295 с.
22. *Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 301 с.
23. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств.– СПб: Мир и семья, 1995. – 990 с.
24. *Чопик В.И.* Дикорастущие полезные растения Украины. Справочник. – Киев: Наук. думка, 1983. – 398 с.
25. *Troll W.* Die Infloreszenzen. Bd.1. Jena: Fischer, 1964. – 615 s.

Ботанический сад Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина

Получено 10.01.2007

УДК 58.087:581.14

МОРФОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ *ECHINOPS RUTHENICA* BIEB. *EX SITU*

З.В. Комир

Ботанический сад Харьковского национального университета имени В.Н. Каразина

Приведены качественные и количественные признаки возрастных состояний особей 3-х периодов онтогенеза *Echinops ruthenica*: латентного, виргинильного, генеративного. Дана характеристика вегетативно-генеративного побега, на базе которого сформировалась жизненная форма растения. Изменение жизненной формы *ex situ* связывается с созданием благоприятной жизненной среды при культивировании. Морфологические описания иллюстрируются оригинальными рисунками.

UDC 58.087:581.14

MORPHOGENESIS AND LIFE CYCLE OF *ECHINOPS RUTHENICA* BIEB. *EX SITU*

Z.V. Komir

Botanical garden, V.N. Karazin Kharkov National University

Qualitative and quantitative signs of age conditions of *Echinops ruthenica* individuals of 3 ontogenesis periods are given: latent, virginative and generative. The article presents characteristic of a vegetative-generative shoot on the basis of which the life form of a plant was formed. The change of vital *ex situ* form contacts with creation of favorable vital environment at cultivation. Morphological descriptions are illustrated by original figures.