

З.С. Горлачева

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ЭФИРОМАСЛИЧНЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА LAMIACEAE В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

эфиромасличные растения, онтогенез, подземные органы, жизненная форма

Введение

Изучение экологической обусловленности жизненных форм и характера их преобразования в зависимости от условий существования позволяет выяснить особенности водного, воздушного и теплового режима почвы, что необходимо для оценки их хозяйственных возможностей [3, 4]. В работе, посвященной изучению жизненных форм травянистых растений, В.Н. Голубев отмечает [3], что при анализе структуры подземных органов особей одного и того же вида, находящихся в разных условиях произрастания, им была обнаружена их особенность: у растений некоторых видов в различных условиях изменяется тип приспособительной структуры, благодаря чему каждый такой вид растений имеет несколько жизненных форм. Кроме того, В.Н. Голубев указывает: «В литературе неоднократно отмечалось существование неопределенностей и переходов между различными жизненными формами, но соответствующего конкретного материала было опубликовано крайне мало. Между тем детальный анализ переходных форм дает благодарный материал для суждения о генезисе основных форм, о путях их развития и становления» [5, с. 1056]. Как отмечает Е.Л. Любарский [10], сравнительное изучение рядом авторов [2, 6, 7, 9, 11, 12, 15] жизненного состояния травянистых поликарпиков в разных эколого-фитоценотических условиях, изучение их онтогенетического развития позволило накопить довольно обширный материал. Этот материал дает возможность делать определенные выводы о наследственно закрепленной целесообразности биоморфологических групп растений к какому-то более или менее определенному комплексу условий (в каждом конкретном случае). Некоторые периодические изменения этого комплекса условий (отклонения от типичного) несколько изменяют нормальный тип развития растений этих биоморфологических групп и способствуют расширению амплитуды их онтогенетической пластичности. Кроме того, основываясь на наличии переходных форм, многие авторы детализировали классификацию травянистых поликарпиков по их биоморфологическим особенностям, связанным с вегетативным возобновлением [1, 3, 18].

Процесс интродукции неизменно связан с изменениями условий обитания исследуемого вида, поэтому изучение формирования и особенностей жизненной формы растений в условиях интродукции важно для выяснения пластичности вида и накопления нового материала по их адаптации. Однако на современном этапе биоморфологических исследований интродукционных растений этому вопросу, практически, не уделяется внимания. В данном направлении вызывает соответствующий интерес работа Р.А. Карпинской с соавторами, выполненная в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН (г. Москва) [8]. Ими проведен анализ жизненных форм видов декоративных многолетников и сделана комплексная оценка успешности интродукции этих видов. Важнейшим фактором оценки успешности интродукции видов растений в этой работе является их жизненная форма, а именно тип корневой системы.

Цель и задачи

Цель работы – выявить особенности структуры подземных органов многолетних эфиромасличных растений в условиях интродукции и уточнить их жизненную форму. В задачи работы входило: изучить морфогенез корневой системы и надземных органов и формирование жизненной формы в процессе онтогенеза в условиях интродукции.

Объекты, условия и методы исследований

Исследования проводили на коллекционном участке эфиромасличных растений Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС).

Климат района исследования – умеренно-континентальный, летний период характеризуется частыми и продолжительными засухами.

Почва на территории ДБС – тяжелосуглинистый чернозем обыкновенный слабосолонцеватый на лессовидном суглинке, pH 7,7–8,0. Для изучения особенностей морфологии корневой системы растения выкапывали, почву тщательно отделяли от корней и отмывали в проточной воде. Для изучения морфогенеза на ранних этапах онтогенеза растения выращивали из семян на отдельном участке, измеряли и фотографировали в исходном возрастном состоянии.

Критерии выделения возрастного состояния и особенности процесса онтогенеза проведены с использованием классификации Т.А. Роботнова с дополнениями О.В. Смирновой [13]. Мы использовали классификационную схему жизненных форм С.Н. Зиман [6]. Изучали морфогенез корневой системы у 5 видов ценных эфиромасличных растений из семейства Lamiaceae: *Monarda × hybrida* hort., *Agastache foeniculum* Kuntze., *A. rugosa* (Fisch. et Mey) O. Kuntze., *A. urticifolia* L., *Origanum vulgare* L.

Результаты исследований и их обсуждение

Agastache foeniculum – североамериканский вид, *A. rugosa* – восточно-азиатский, *A. urticifolia* – западноамериканско-мадреанский. Данные виды распространены на открытых местах с рыхлой, хорошо аэрируемой почвой. Вид *M. × hybrida* – является гибридом между североамериканскими видами *M. didyma* L. и *M. fistulosa* L. Хорошо развивается на богатых, легких известковых почвах, тяжелые, болотистые и кислые – переносит плохо. Согласно литературным данным, вид *M. × hybrida* и виды рода *Agastache* являются корневищными растениями [14, 17]. *Origanum vulgare* – это бореальный вид, приуроченный к лесным опушкам и луговой степи, одни авторами он отнесен и к длиннокорневищным [4], другими – к короткокорневищным растениям [14, 16].

Изучение формирования подземных органов растений в процессе онтогенеза в условиях интродукции показали, что первоначально у видов *M. × hybrida*, *A. foeniculum*, *A. rugosa*, *A. urticifolia*, *O. vulgare* проростки имеют систему главного корня. Дальнейшее формирование корневой системы было рассмотрено на примере трех видов: *M. × hybrida*, *A. foeniculum*, *O. vulgare*.

У *M. × hybrida* в состоянии проростка (р) длина главного корня составляет 8,0 мм. В ювенильном состоянии (j) на четвертый день главный корень достигает 2,2 см. На шестой день гипокотиль частично втягивается в почву, длина его надземной части – 1,0 см, коротко опущен, бледно зеленый. Корень начинает ветвиться. На погруженной в почву части побега образуются 2 придаточных корешка. На побеге имеется первая пара листочков. Имматурное состояние (im) характеризуется появлением второй пары листьев. Надземная часть гипокотиля составляет 2,0 мм, корень – 2,0 см, имеется несколько боковых корешков и 4–5 придаточных до 2,5 мм длиной. Корневище короткое, вертикальное, развивается из главного (зародышевого) побега – нижней части гипокотиля (рис. 1, im). В виргинильном состоянии (v) гипокотиль еще больше погружается в почву – длина его подземной части составляет 1,0 см. На главном корне образуется большое количество тонких боковых корней, а на корневище – тонкие придаточные корни до 4,0 см длиной. Корневище принимает косое положение (рис. 1, v), а главный корень, практически, не отличается по длине и толщине от боковых и придаточных корней. К концу первого года вегетации надземный побег достигает 10,0–15,0 см длины. На нем имеются до 4–5 супротивно расположенных листьев типичной для вида формы и размера. Черешок листа до 1,0 см длиной, пластинка листа яйцевидно ланцетная, по краю пильчатая, длиной 7,0–8,0 см, шириной 3,0–3,5 см. Подземные органы представлены невыраженной стержневой корневой системой (главный корень с боковыми корнями не отличаются по размерам от придаточных корней), коротким восходящим корневищем до 1,0 см длиной и отходящими от него многочисленными, тонкими придаточными корнями.

У молодых генеративных растений (g_1) почки возобновления находятся у основания прошлогоднего побега, погруженного в почву на 1,0–2,0 см. Раскрытие почек начинается в первых числах апреля. В первый год образуется 2–3 надземных побега, которые достигают 70–100 см высоты. Корневище восходящее, длина его на этот период составляет 2,0 см, диаметр – до 0,3 см. Придаточные корни тонкие и сосредоточены в узлах, длина корней – 10,0–15,0 см. Кроме того, на корневище имеется большое количество тонких придаточных корешков (рис. 1, g_1). Средневозрастные генеративные растения (g_2) имеют 5–10 монокарпических побегов. Побеги развиваются

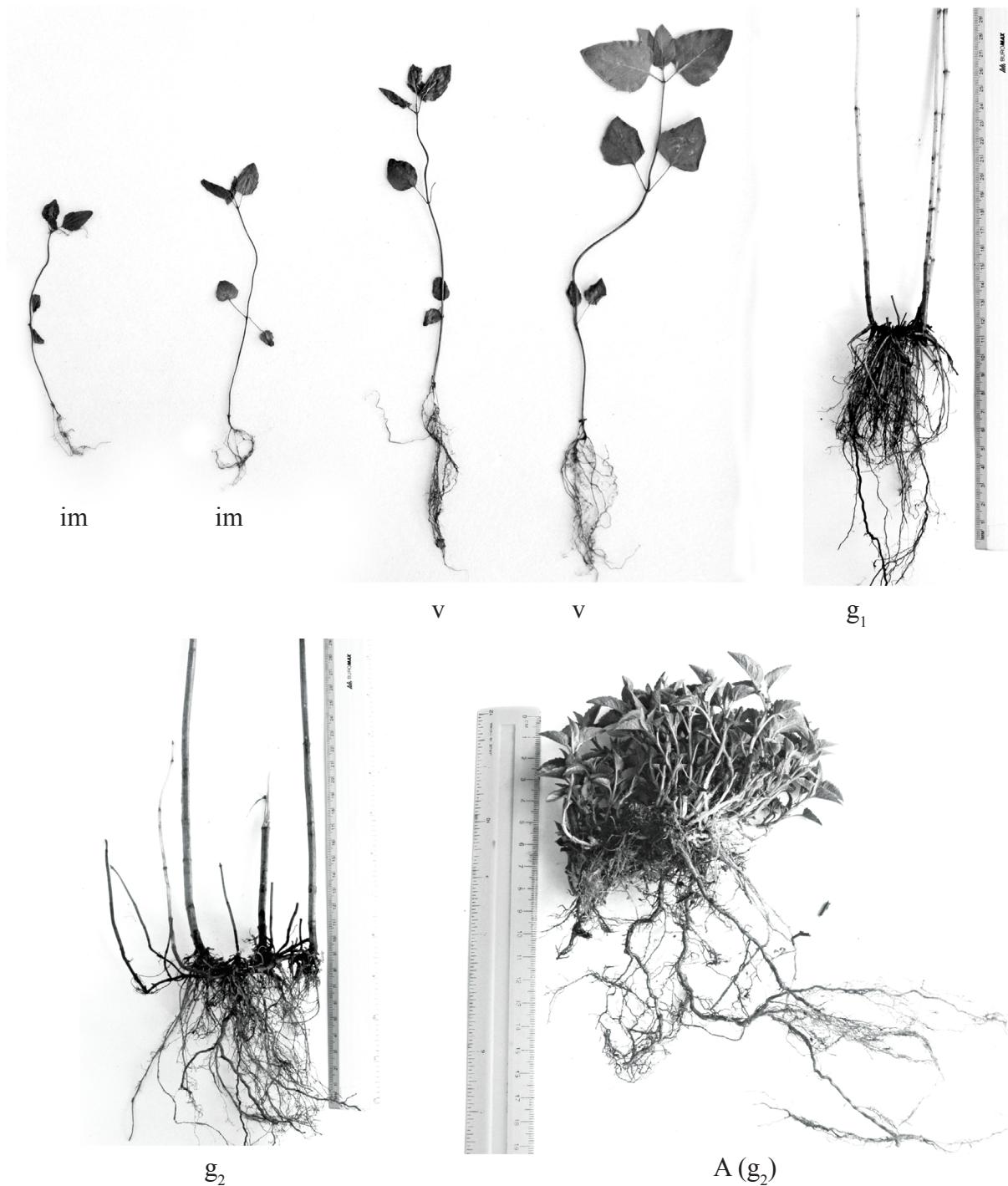


Рис. 1. Корневая система *Monarda × hybrida* hort. на разных этапах онтогенеза:

im – имматурное состояние; v – виргинильное состояние; g_1 – молодое генеративное растение второго года жизни; g_2 – средневозрастное генеративное растение третьего года жизни; $A(g_2)$ – средневозрастное генеративное пятилетнее растение.

из почек возобновления, которые располагаются в основания прошлогодних побегов и в узлах корневища. Первоначально побеги идут горизонтально под землей и имеют чешуевидные листья. Подземная часть побега составляет 3,0–4,0 см, затем, по мере роста, принимает ортотропное положение. Придаточные корни разной толщины – от 2,0 мм и тоньше, их длина 10,0–15,0 см. У трехлетней особи и старше идет радиальное нарастание побегов, от пяти и больше, нижняя часть побегов преобразуется в корневища, длина которых составляет от 2,0 до 4,0 см. Придаточные корни в основном образуются в основании побегов и в центральной части, где был первичный побег (рис. 1, g_2). Продолжительность этого возрастного состояния, по нашим наблюдениям, составляет приблизительно 10 лет.

У старых генеративных растений (g_3) отмирает центральная часть корневища. Однако при этом растение не распадается на отдельные дочерние особи. Количество монокарпических побегов сокращается до 5–8 и их высота составляет 40–50 см. Корзинки соцветий мельчают и образуются не на каждом побеге. Синильный период (s) длится, вероятно, 2–4 года. Растения образуют небольшое количество невысоких побегов, которые практически не имеют соцветий.

Таким образом, начиная с момента прорастания, растения проходят ряд возрастных, характеризующихся изменениями структуры надземных побегов, корневищ и корневых систем. Корневая система в первый год у всходов – стержневая, позднее главный корень невыраженный и на следующий год формируется система подземных органов, состоящая из плахиотропных корневищ и придаточных корней, которую мы определили как кистекорневая – короткокорневищная.

Изучение морфогенеза подземных органов у разных видов рода *Agastache* (*A. foeniculum*, *A. rugosa*, *A. urticifolia*) показали их идентичность. Поэтому данный процесс рассмотрим на примере *A. foeniculum*.

В состоянии проростка растения имеют систему главного корня. В ювенильном состоянии происходит втягивание гипокотиля в почву, длина главного корня 1,5–2,0 см и на подземной части побега образуются придаточные корни 2,0–5,0 см длиной. В виргинильном состоянии растение имеет 3–4 пары листьев, на корневище образуется до 6 придаточных корней, главный корень невыраженный (рис. 2). Корневище утолщается и изгибаются, базальная часть его принимает восходящее положение. У растений второго года монокарпический побег формируется из почки, расположенной у основания прошлогоднего побега. Подземные органы представлены коротким косо направленным корневищем и придаточными корнями длиной 10,0–15,0 см. В последующие годы происходит увеличение количества монокарпических побегов, соответственно, увеличение числа корневищ и их утолщение. Система главного корня не выражена. Таким образом, в процессе развития формируется кистекорневая – короткокорневищная жизненная форма. С возрастом кутины разрастаются в ширину за счет нарастания новых побегов. Отдельные придаточные корни мощные, одревесневшие, до 6,0 мм толщиной и 30,0 см длиной, толстые корни ветвятся. Благодаря геофилии основание растений с каждым годом погружается в почву. При этом почки возобновления могут находиться как на базальной части корневища в почве на глубине до 2,0 см, так и на основаниях надземной части монокарпического побега.

В ювенильном состоянии растения *O. vulgare* имеют стержневую корневую систему. К концу вегетации в виргинильном состоянии происходит втягивание базальной плахиотропной части двух-трех побегов, которые модифицируются в короткие корневища, от которых отходят многочисленные тонкие и короткие, до 2,0 см длиной, придаточные корни. При этом главный стержневой корень сохраняется (рис. 3). На следующий год длина центрального корня составляет 18,0–20,0 см, нарастание побегов происходит из боковых почек прошлогоднего побега и непосредственно на корневищах. Стержневой корень мощный, ветвится, придаточные корни на корневищах тонкие. Нарастающие надземные побеги в базальной надземной части вначале роста плахиотропные, затем дуговидно изгибаются и переходят в ортотропное положение. При этом на плахиотропной части побега, прилегающей к почве, также образуются придаточные корни. Со временем плахиотропные части побегов, благодаря геофилии, погружаются в почву (см. рис. 2, Б).

В возрасте 5–10 лет образуется плотная куртина диаметром до 20 см, состоящая из переплетения большого количества укорененных в плахиотропной части надземных побегов и подземных корневищ, находящихся на разной глубине в почве. При этом, помимо тонких придаточных корней, имеются и толстые – 0,5–0,8 см в диаметре, которые по размерам практически не отличаются от главного стержневого корня. Следовательно, система подземных органов у *O. vulgare* в условиях интродукции представлена стержневым корнем и короткими корневищами с большим количеством придаточных корней. Эту жизненную форму мы определили как стержневая – кистекорневая – короткокорневищная.

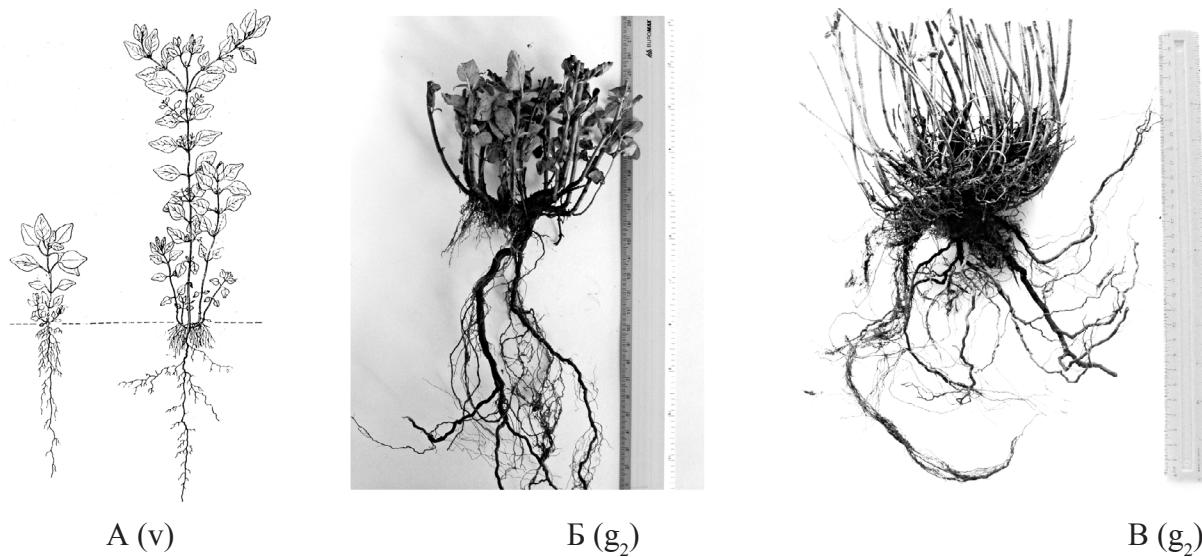
Таким образом, в соответствии с проведенными исследованиями система подземных органов у исследованных видов в условиях интродукции претерпевает определенную модификацию.



Рис. 2. Корневая система *Agastache foeniculum* Kuntze. в разные периоды онтогенза:

im – имматурное состояние; v – виргинильное состояние; g₁ – молодое генеративное;
g₂ – средневозрастное генеративное (возраст 3 года); A (g₂) – растение в возрасте пяти лет.

Как уже указывалось, существуют экологические причины образования разных жизненных форм. Так, анализ структуры подземных органов, проведенный В.Н. Голубевым на примере *Trifolium pratense* L. и *Plantago media* L. показал [3, 5], что в условиях прирусловой поймы растения этих видов образовывали мощную стержневую корневую систему. В условиях террасы, в злаково-осоковой ассоциации, у молодых особей этих видов вначале развивается короткий главный корень, который затем полностью отмирает и подземная часть взрослых особей представлена коротким ортотропным корневищем с придаточными корнями. Экологический анализ корневищно-стержневых растений показал, что некоторые из них в одних условиях существуют в форме корневищно-стержневых, в других являются корневищными. Соответственно, В.Н. Голубев высказывает мысль, что в некоторых случаях потеря функционального значения главного корня связана с «переключением» растения на минерально-водное питание с помощью придаточных корней, развивающихся на корневищах. В заключении В.Н. Голубев отмечает, что структура подземных органов многих видов довольно устойчива и мало изменяется в разных условиях. Другие виды весьма пластичны, благодаря чему особи одного и того же вида, обитающие в различных условиях, должны быть отнесены к разным жизненным формам. Выяснение состава основных типов жизненных форм и переходных форм между ними, наряду с изучением характера их преобразований в соответствии с условиями среды, позволяют установить экологическую обусловленность жизненных форм и исторические пути их развития и становления [3, 4, 5].



A (v)

B (g₂)

B (g₂)

Рис. 3. Корневая система *Origanum vulgare* L. в разные возрастные периоды:

А – растения первого года жизни; Б – растения второго года жизни; В – растения четвертого года жизни.

Анализируя преобразования структур подземных органов в процессе онтогенеза у исследованных видов, относящихся к поликарпикам, можно предположить, что все они представляют собой жизненную форму, адаптированную к новым экологическим условиям интродукции. В условиях интродукции с относительно плотной почвой и высоким содержанием минеральных солей в верхних горизонтах, у исследованных видов *M. × hybrida* и *A. foeniculum* развивается дополнительно кистекорневая система и образуется жизненная форма кистекорневая – коротко-корневищная.

Согласно исследованиям В.Н. Голубева по изучению количественного состава жизненных форм в различных природных формациях, корневищные растения, к которым относится *O. vulgare*, в наибольшем количестве представлены в ассоциации широколиственного леса и луговой растительности в притеррасной пойме. Очевидно, в условиях интродукции, которые характеризуются высокой атмосферной и почвенной засухой, у растений *O. vulgare* стержневой корень сохраняется практически на протяжении всего жизненного цикла, при этом корневища многочисленные, но короткие, и образуется большое количество придаточных корней разного размера. Поэтому эта жизненная форма, которую мы определили как стержневая – кистекорневая – короткокорневищная, также является адаптированной к новым экологическим условиям.

Выводы

Таким образом, анализ развития системы подземных органов у интродуцированных видов из семейства Lamiaceae (*Monarda × hybrida*, *Agastache foeniculum*, *A. rugosa*, *A. urticifolia*, *Origanum vulgare*) показал, что в результате адаптации к условиям интродукции происходит морфологическое преобразование жизненной формы растений, соответствующее условиям произрастания. Эти модификации подземных органов свидетельствуют о достаточно высокой пластичности изученных видов и возможности успешного выращивания этих ценных эфиромасличных культур в разных экологических условиях.

1. Алеин А.А. Растительность СССР в основных зонах / А.А. Алеин. – М.: Советская наука, 1951. – 458 с.
2. Вильямс В.Р. Естественно-научные основы луговодства или луговедение / В.Р. Вильямс – Общее земледелие. – М.: Сельхозгиз, 1922. – Ч. 2. – С. 435.
3. Голубев В.Н. Материалы к эколого-морфологической характеристики жизненных форм травянистых растений / В.Н. Голубев // Ботан. журн. – 1957. – Т.42, № 7. – С.1055–1072.
4. Голубев В.Н. Особенности морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией / В.Н. Голубев // Ботан. журн. – 1959. – Т.44, № 12. – С.1705–1716.
5. Голубев В.Н. К онтогенезу корневищ кистекорневых растений / В.Н. Голубев // Ботан. журн. – 1956. – Т. 34, № 2. – С. 248–253.
6. Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса / С.Н. Зиман – Киев: Наук. думка, 1976. – 190 с.
7. Казакевич Л.И. Материалы к биологии растений юго-востока России / Л.И. Казакевич // Изв. Саратовск. обл. с.-х. оп. ст. – 1922. – № 3. – С. 3–4.
8. Карпинская Р.А. Перспективность интродукции многолетников разных жизненных форм / Р.А. Карпинская // Дендрология, цветоводство и садово-парковое строительство: (Матер. междунар. науч. конф., посвященной 200-летию Никитского ботанического сада (г. Ялта, 5–8 июня 2012 г.). – Ялта: Никитский ботанический сад Национальный научный центр, 2012. – С. 52.
9. Культиасов И.М. О двух типах жизненных форм травянистых многолетних эспарцетов Средней Азии / И.М. Культиасов // Вестник Московского ун-та. –1969. – № 2. – С. 64–70.
10. Любарский Е.Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков / Е.Л. Любарский // Ботан. журн. – 1961. – Т.46, № 7. – С. 959–968.
11. Марков М.В. Природные условия развития растительности в пойме / М.В. Марков // Ученые записки Казанск. гос. ун-та. – 1950. – Ч. 2. – С. 110–114.
12. Серебряков И.Г. Биологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосемянных / И.Г. Серебряков // Ученые записки Московского гор. педагогического ин-та им. В.П. Потемкина. – 1954. – Т. 2, № 37. – С. 58–72.
13. Смирнова О.В. Ценопопуляция растений / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова [и др.]; под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
14. Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 21. – 703 с.
15. Шенников А.П. Луговедение / А.П. Шенников. – Л.: Советская наука, 1941. – 342 с.
16. Tutin T.G Flora Europaea / T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Bueges – Cambridge: Ante University Press, 1972. – Vol. 3. – 370 p.
17. Corrigan E. Systematic Botany / E. Corrigan. – New England: Hemenway Road, 1985. – Vol. 10. – P. 445–452.
18. Wehsarg O. Wiesenkräuter/ O. Wehsarg. – Berlin, 1935. – 145 s.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 23.07.2012

УДК 581.522.4:633.8:581.43

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ЭФИРОМАСЛИЧНЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА LAMIACEAE В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ
З.С. Горлачева

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Изучен морфогенез системы подземных органов пяти видов из семейства Lamiaceae в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины. Установлено, что растения изученных видов образуют жизненную форму, приспособленную к новым экологическим условиям.

UDC 581.522.4:633.8:581.43

SPECIFIC FEATURES OF THE UNDERGROUND ORGANS STRUCTURE IN SOME ESSENTIAL-OIL PLANTS OF THE LAMIACEAE FAMILY UNDER THE CONDITIONS OF INTRODUCTION
Z.S. Gorlacheva

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

Morphogenesis of the underground organs system in five species of the Lamiaceae family has been studied under the conditions of the Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine. The study has proved that these species form biomorphs, adapted to the new ecological conditions.