

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PLANTAGO* JUSS

Расширено представление о классификации поливариантности развития растений, предложенной Л.А. Жуковой (1995). На примере 6 видов рода *Plantago* описана морфологическая поливариантность развития побегов и выделено 4 новых модуса ее возникновения – смена способов нарастания скелетных осей, смена модели побегообразования, изменение направления роста побега, смена типа побега.

Ключевые слова: классификации поливариантности развития растений, смена типа побега.

Введение

Основой устойчивости популяции является гетерогенность, или разнородность. Одним из механизмов формирования гетерогенности правомерно считать поливариантность (многовариантность, мультिवариантность) онтогенеза [24, 5]. Интересный материал о многообразии морфоструктур и изменении жизненных форм у растений дан в монографиях И.Г. Серебрякова [25, 26] и Т.И. Серебряковой [27]. Дальнейшие исследования поливариантности развития особей в популяциях растений расширили представление об этом явлении и привели к обоснованию концепции и созданию классификации поливариантности, включающей 2 надтипа и 5 типов поливариантности онтогенеза [6, 7, 9, 10]. Поливариантность развития – реализация вариантов общей программы морфогенеза и онтогенеза в различных условиях среды, отражающих биоморфологическую изменчивость [2].

Различные проявления морфологической поливариантности развития вегетативных и генеративных органов у растений разных систематических групп и биоморф неоднократно обсуждались в литературе [1, 11, 13, 17-23, 29, 30].

Цель настоящей работы – провести сравнительно-морфологическое исследование поливариантности развития побегов у разных видов рода *Plantago*.

Материал и методика

Исследования структурного разнообразия побегов *P. lanceolata* (3004 особи), *P. major* (2252 особи) и *P. media* (1790 особей) проводили сравнительно-морфологическим методом на живом материале, собранном на территории Республики Марий Эл. По гербарным коллекциям МГУ им. М.В. Ломоносова, МПГУ им. В.И. Ленина, Института ботаники и Ботанического сада-института Национальной академии наук

Республики Азербайджан, Института биологии Коми НЦ УрО РАН проанализирован материал по *P. maritima* (520 особей), *P. atrata* (1200 особей) и *P. arenaria* (1867 особей).

Результаты и их обсуждение

Модель побегообразования – наследственно закрепленный тип формирования побеговой системы, определяемый особенностями функционирования меристем и типом ветвления [2]. По способу нарастания скелетных осей (моноподиальный или симподиальный) и деятельности интеркалярных меристем, обуславливающих тип побега (розеточный, полурозеточный, длиннопобеговый), Т.И. Серебряковой [27, 28] у многолетних травянистых растений описано 4 модели побегообразования: симподиальная длиннопобеговая, симподиальная полурозеточная, моноподиальная розеточная и моноподиальная длиннопобеговая. Согласно этой классификации исследуемые нами виды подорожников (*Plantago major* L., *P. lanceolata* L., *P. maritima* L., *P. atrata* Норре., *P. media* L.) относятся к III модели побегообразования – моноподиальной розеточной.

По классификации архитектурных моделей малолетних растений, предложенной М.В. Марковым [15], *P. arenaria* относится к моноподиально нарастающим растениям с пазушными безлистными побегами, несущими терминальные соцветия.

У рассматриваемых нами видов рода *Plantago* L. в рамках классификации морфологической поливариантности вегетативной сферы [7] растяжение элементов метамера происходит в результате смены алгоритма дифференциации конуса нарастания с формирования укороченного побега на удлиненный. В большинстве случаев этому способствует засыпание грунтом. У *P. lanceolata* растяжение

элементов метамера проявляется в переносе точки роста за счет удлинения междоузлий и наблюдается в нестабильных местообитаниях (в условиях подтопления или при засыпании песком) как в естественных местообитаниях, так и на экспериментальном участке (рис. 1 А). У *P. atrata* отмечали образование в пазухах листьев побегов $n+I$ порядка, которые в результате удлинения междоузлий возвышались над побегом n порядка (рис. 1 Б).

Сходным образом ведет себя и каудексовый стержнекорневой поликарпик *P. maritima* (рис. 1 В, Г).

По наблюдениям М.В. Маркова с соавт. [16], корневище формируется в результате ежегодных моноподиальных приростов укороченного надземного побега и рано начинает ветвиться. Из почек в пазухах листьев развиваются побеги $n+I$ порядка, за счет моноподиальных приростов которых образуются новые корневища, расположенные от побега n порядка под некоторым углом. От корневищ отходят немногочисленные придаточные корни, которые обладают контрактильной способностью. Ветвление новых корневищ, цветение и плодоношение побегов $n+I$ порядка происходит на второй год. Формирова-

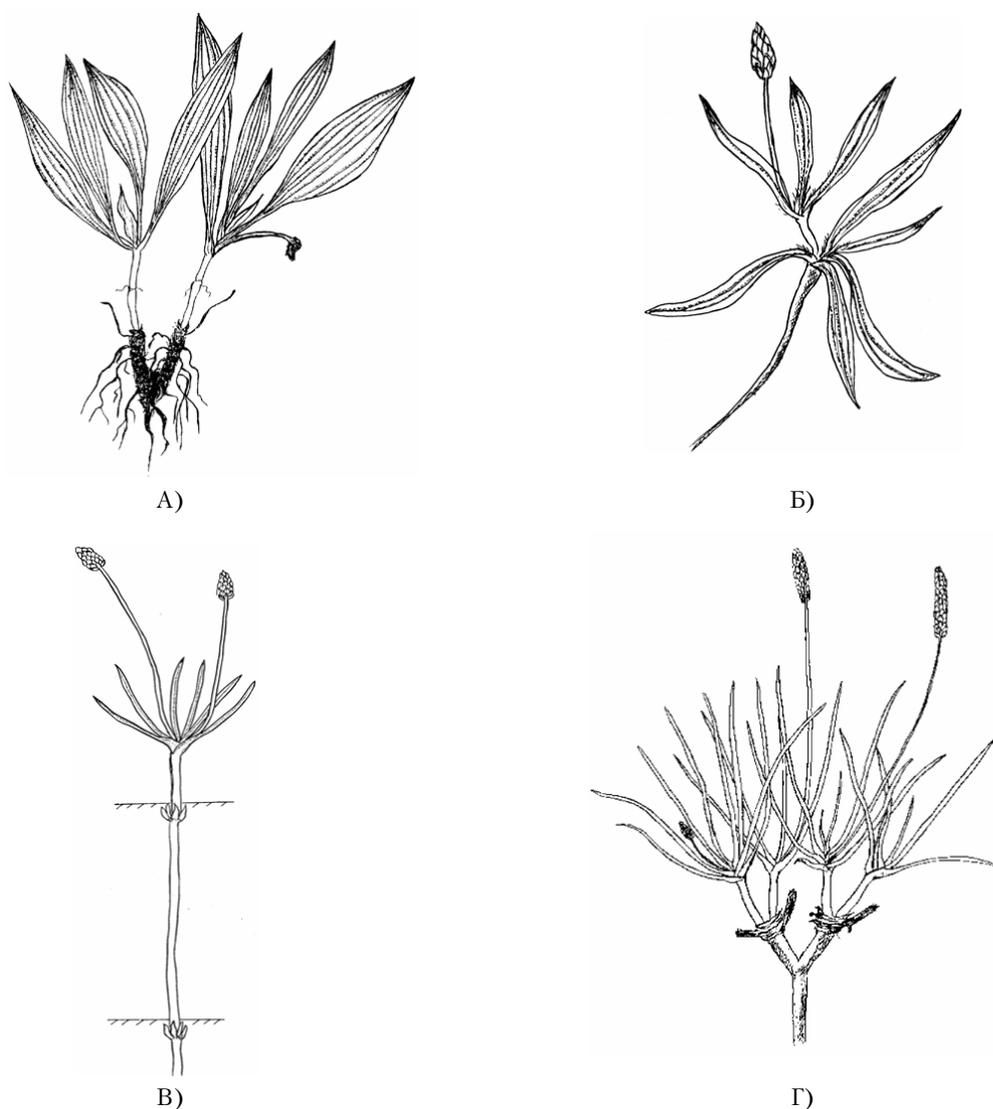


Рисунок 1. Морфологическая поливариантность развития побегов: А – боковые полурозеточные побеги *P. lanceolata* с удлиненными междоузлиями в средней части; Б – растение *P. atrata* с верхнерозеточным побегом $n+I$ порядка; В – молодое генеративное растение *P. maritima* с верхнерозеточным побегом; Г – средневозрастное генеративное растение *P. maritima* с многоглавым каудексом

ние побегов II, III и последующих порядков приводит к образованию системы побегов и способствует гибели материнского побега. В условиях литорали такая многорозеточная особь (сложный куст) похожа на кочку [16].

В результате периодического засыпания песком на разных особях *P. maritima* можно видеть побеги как с удлиненными, так и с укороченными междуузлиями. Повторное засыпание может привести к гибели побега n порядка, это способствует пробуждению боковых почек и формированию системы побегов. Весьма интересным представляется следующее. Известно, что *P. maritima* относится к подроду *Euplantago* L., виды которого всегда имеют розеточный тип побега (рис. 2 А). Образование укороченных и удлиненных междуузлий при засыпании песком приводит к формированию у *P. maritima* двух типов побегов – удлиненного и розеточного в пределах одного растения (рис. 2 Б). На удлиненном побеге, находящемся в почве, имеются спирально расположенные бесцветные чешуевидные листья, а вынос точки роста на поверхность субстрата вновь приводит к формирова-

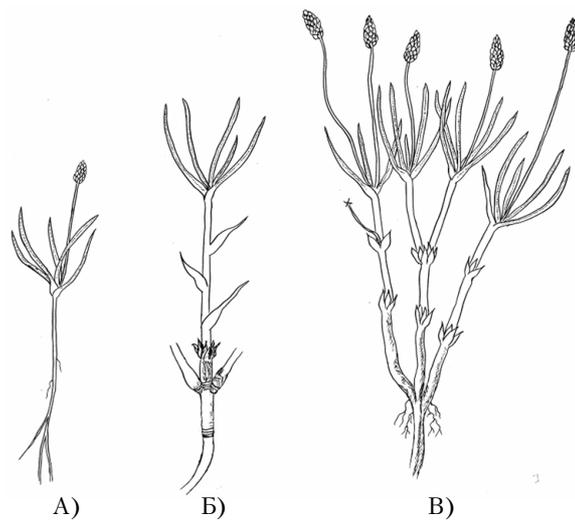


Рисунок 2. Морфологическая поливариантность развития *P. maritima*: А – растение с розеточным типом побега; Б – растение с удлиненным и розеточным типами побегов; В – растение с сильно сближенными чешуевидными листьями

нию типичного для вида розеточного побега с узкими линейными листьями. У некоторых особей *P. maritima* при засыпании песком на побегах образуются сильно сближенные чешуевидные листья (рис. 2 В).

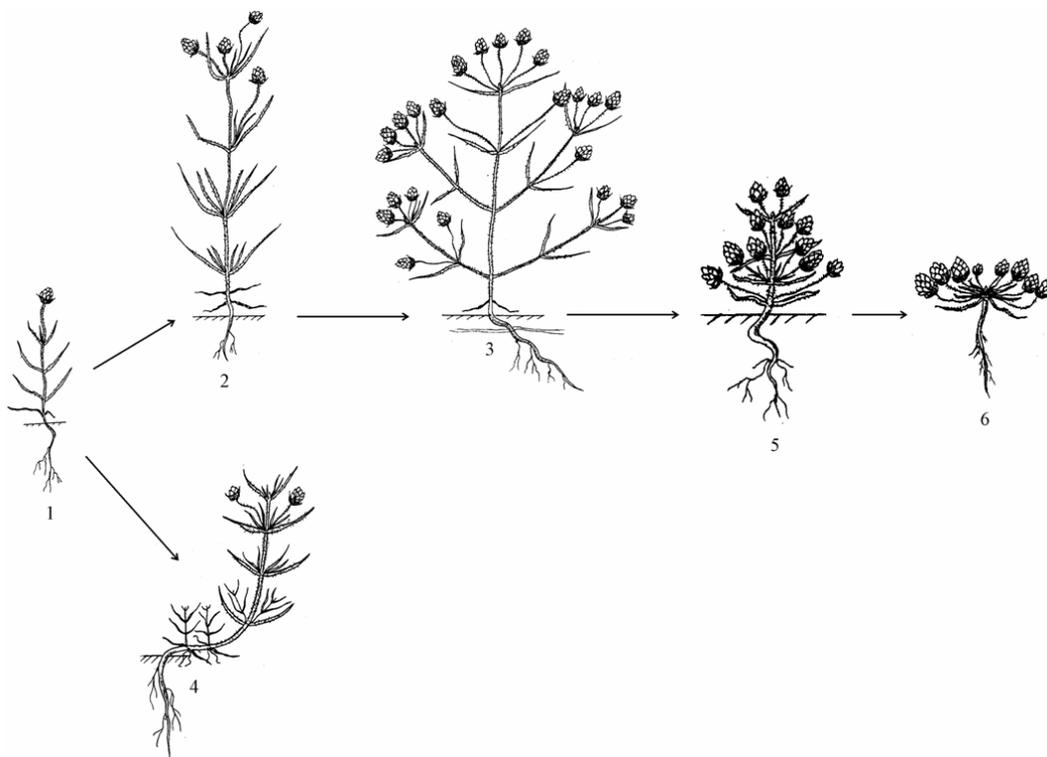


Рисунок 3. Морфобиологический ряд экоморфотипов молодых генеративных растений *P. arenaria*: 1, 2 – растение с удлиненным побегом; 3 – удлиненный побег (распростертая форма); 4 – растение с анизотропным побегом; 5 – растение с удлиненным побегом, но сближенными междуузлиями; 6 – растение с розеточным типом побега

Таким образом, сочетание двух типов побегов в пределах одной особи *P. maritima* является проявлением пластичности, а формирование удлиненного побега у розеточных форм *P. maritima* свидетельствует о проявлении древних признаков.

Виды подрода *Psyllium* имеют удлиненный тип побега с супротивно расположенными узколинейными листьями. Своеобразие морфологического строения особи *P. arenaria* состоит в отсутствии явной розеточности. Другие виды рода *Plantago* ни при каких условиях розеточности не теряют [14], что связано с наличием у них плоского или вогнутого апекса [4, 12].

Сравнительный морфологический анализ гербарного материала *P. arenaria* из разных географических точек позволил описать разнообразие побегов и выделить несколько экоморфотипов, которые логично представить в виде адаптационного морфобиологического ряда, демонстрирующего приспособляемость растений к изменению условий экотопа (рис. 3).

Так, например, в условиях избыточного увлажнения *P. arenaria* формирует распростертые формы и анизотропные побеги; на уплотненных субстратах – безрозеточные побеги, укороченные в основании; при недостатке увлажнения в сочетании с сильным уплотнением почв, а также на песчаных склонах – розеточные побеги. Адаптивная пластичность побегов

P. arenaria, безусловно, способствует устойчивости и выживаемости особей.

В заключение можно отметить, что структурное разнообразие побегов на морфологическом уровне позволяет судить о механизмах адаптации этих видов подорожников к экологическим условиям. Результаты проведенных исследований разных видов рода *Plantago* позволили нам выделить 4 новых модуса возникновения морфологической поливариантности побегов:

1. Смена способов нарастания скелетных осей у *P. lanceolata*, *P. major*, *P. atrata*, *P. maritima* и др. в результате гибели апекса, механического повреждения и т.д. привела к формированию неявнополицентрических многорозеточных особей.

2. Смена моноподиальной розеточной модели побегообразования: на моноподиальную полурозеточную, например, у *P. maritima*.

3. Изменение направления роста побега – с ортотропного на анизотропный, например, у *P. arenaria*.

4. Смена типа побега – с удлиненного на розеточный, например, у *P. arenaria*.

Предлагаемые нами новые модусы морфологической поливариантности расширяют представления о путях возникновения и дополняют классификацию морфологической поливариантности цветковых растений, предложенную Л.А. Жуковой [7].

Список использованной литературы:

1. Акшенцев Е.В. Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.). Автореферат дис. ... к.б.н. Новосибирск, 2006.
2. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. – М., 2005. 256 с.
3. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений: Учеб. для вузов / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. 543 с.
4. Василевская В.К., Баранов М.П., Борисовская Г.М. Строение розеточного растения *Plantago major* L. в первый год жизни // Бот. журн. 1973. Т. 58. №1 С. 33-42.
5. Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. №4. С. 555-562.
6. Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ, 1986. С. 105-114.
7. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.
8. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. №3. С. 169-176.
9. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. №4. С. 450-461.
10. Жукова Л.А., Комаров А.С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок // Биол. науки. 1991. №8. С. 51-66.
11. Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. (*Plantaginaceae* L.) // Бот. журн. 1999. Т. 86. №12. С. 80-86.
12. Комарова Т.А. О развитии розеточных побегов подорожника большого *Plantago major* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 1. С. 97.
13. Криницын И.Г. Поливариантность онтогенеза спорофита гроздовника полудунного (*Botrychium lunaria* (L.) Sw.) в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола, 2006. С. 56-63.
14. Марков М.В. К изучению популяционной экологии трех видов подорожников // Экология и охрана растений нечерноземной зоны РСФСР. Иваново, 1981. С. 38-43.

15. Марков М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. Казань: Изд-во КГУ, 1990. 186 с.
16. Марков М.В., Ботова И.В., Плещинская Е.И. Структура популяций подорожника приморского на литорали Белого моря // Экология. 1982. №2. С. 83-85.
17. Османова Г.О. Морфологическая поливариантность и возрастная структура природных популяций *Plantago lanceolata* L. // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола: Периодика, 1998. С. 277-280.
18. Османова Г.О. Морфологическая поливариантность *Plantago lanceolata* L. // VI Международная конференция по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999. С. 165-168.
19. Османова Г.О. Структура и динамика ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. в Республике Марий Эл. Дис., канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2000. 219 с.
20. Османова Г.О. Морфогенез и темпы развития рамет подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata* L.) // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: научн. издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. С. 163-169.
21. Османова Г.О. Морфологические особенности особей и структура ценопопуляций *Plantago lanceolata* L.: Монография / Мар. гос. ун-т; Йошкар-Ола, 2007. 184 с.
22. Османова Г.О., Головенкина И.А. Мониторинг морфологической пластичности вегетативных органов некоторых травянистых растений // XI Международный симпозиум по биоиндикаторам «Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга». Сыктывкар, 2001. С. 144-145.
23. Полянская Т.А. Популяционное разнообразие компонентов травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ Национального парка «Марий Чодра»: Монография. Йошкар-Ола, 2006. 156 с.
24. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: АН СССР, 1963. 196 с.
25. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1952. 391 с.
26. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
27. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. №5. С. 112-128.
28. Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1987. С. 3-19.
29. Турмухаметова Н.В. Особенности морфогенеза побегов и феноритмов *Betula pendula* Roth. и *Tilia cordata* Mill. в условиях городской среды. Автореферат дис. ... к.б.н. Новосибирск, 2005.
30. Чистякова А.А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. С. 39-43.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 07-04-00952а.