

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МНОГОПОБЕГОВЫХ ОСОБЕЙ *HYPERICUM PERFORATUM* L. В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЫ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

Для *Hypericum perforatum* в условиях лесостепной зоны Республики Татарстан выявлена облигатно корнеотпрысковая жизненная форма. Способность к формированию корнеотпрысковых побегов наблюдалась у двулетних растений вигинильного онтогенетического состояния. Развитие растений в условиях искусственных посадок происходило значительно быстрее. На второй год растения образовывали корнеотпрысковые побеги и формировали цветки. Быстрое развитие растений на ранних этапах онтогенеза отражало стратегию поведения эксплерентов. Растения, существующие на антропогенно-трансформированных местообитаниях, проявляли тип стратегии эксплерентов. По таким показателям как число цветков на побеге, число семян в коробочке растения в условиях заростающей пашни достоверно отличались от растений, произрастающих на малонарушенных остепненных лугах. В условиях посадок и в естественных сообществах формировались многопобеговые особи зверобоя. Побеги в пределах особи отличались по циклу развития и длительности жизни. В условиях антропогенно-трансформированных сообществ в структуре многопобеговых кустов *H. perforatum* отмечали преобладание однолетних моноциклических побегов возобновления. Их доля составила 92 %. В условиях малонарушенных естественных сообществ в структуре материнских и парциальных кустов преобладали двух- и многолетние побеги возобновления, их доля составила 40 %. Для зверобоя характерно варьирование типов стратегии, от эксплерента на нарушенных местообитаниях, до конкурентно-рудерального и конкурентно-стресс-толерантной в условиях мало-нарушенных сообществах. На остепненных лугах у *H. perforatum* формировалась жизненная форма гемикриптофит и криптофит. Расположение у отельных особей почек возобновления на многолетних побегах выше уровня подстилки позволяет предположить формирование у зверобоя переходной формы между гемикриптофитами и хамефитами.

Ключевые слова: *Hypericum perforatum*, жизненная форма, жизненные стратегии.

Изучение морфологической пластичности особей вида в различных типах растительности способствует выявлению вариабельности типов стратегии поведения. Данные исследования представляют большой интерес при изучении ресурсных видов, численность популяции которых значительно сокращается по причине нерегулируемого антропогенного воздействия. Всестороннее изучение биологии вида, его жизненных стратегий способствует выявлению ценоареала вида, расширению районов заготовок растительного сырья и разработки технологий возделывания вида в культуре.

У *H. perforatum* в природных популяциях выявляются различные жизненные формы [1]. Если рассматривать структуру подземных органов жизненная форма вида определяется как стержнекорневая, корнеотпрысковая [2], или геофит [3]. Г.М. Зозулин отмечал формирование у зверобоя плагиотропных корневищ (цит. по [2]). В условиях луговых сообществ выделяли стержнекорневую, факультативно-корневищно-стержнекорневую или факультативно-корнеотпрысковую жизненные формы [4]. Ранее отмечалось [5, 6, 7], что корнеотпрысковая жи-

зненная форма формировалась в условиях ценоза, подвергшегося сильной деградации. При изучении биологии *H. perforatum* в условиях степной зоны Саратовской области была описана стержнекорневая, длиннокорневищная и длиннокорневищно-стержнекорневая жизненные формы [8]. Имеющиеся в литературе сведения не позволяют однозначно определить биологию корнеотпрысковости вида, недостаточно отражена морфологическая изменчивость надземных вегетативных органов, что важно при определении жизненной формы вида. Во Флоре СССР [9] род зверобой представлен пятидесяти одним видом. Для двух видов отмечена жизненная форма кустарник, для четырех видов указана полукустарниковая жизненная форма, семь видов по указанию авторов имели деревянистые основания побегов. Анализ внутреннего строения надземных побегов, показал формирование у ряда видов рода *Hypericum* анатомической структуры, характерной для жизненной формы кустарничков [10].

Цель исследования состояла в выявлении изменчивости надземных и подземных вегетативных органов *H. perforatum*, определяющих

реализацию стратегии поведения вида в различных типах растительности.

Материал и методика

Исследовались ценопопуляции вида в Буинском и Бавлинском районах лесостепной зоны Республики Татарстан.

Буинский район расположен в пределах западного предволжского естественно-исторического района широколиственных лесов РТ со слабоподзолистыми почвами на элювии пермских пород. Были изучены: ценопопуляция на зарастающей пашне (местообитание 1), на остепненном лугу на склоне холма юго-западной экспозиции (местообитание 2).

Бавлинский район расположен в пределах района юго-восточной Закамской лесостепи. Район с сильным развитием маломощных щебенчатых почв на пермской плите.

Были изучены; ценопопуляция на остепненном лугу на карбонатных почвах, на слоне холма (местообитание 3). И ценопопуляция в сосновом лесу, который расположен в основании холма (местообитание 4).

Для изучения изменчивости морфологической структуры особей в условиях естественных сообществ, случайным способом выкапывали по 20 растений средневозрастного генеративного онтогенетического состояния. У выкопанных растений определяли количество надземных побегов, типы побегов, высоту растений, количество цветков, наличие корнеотпрысковых побегов на корнях. Определение календарного возраста растений стержнекорневой жизненной формы проводили на основе анатомической структуры корня, срез главного корня проводили на два см. ниже корневой шейки, в подземной части корня. Длительность жизни побегов в пределах материнского или парциального куста – на основе анатомической структуры стебля. В отличие от ранее описанных методик [11], срезы проводили в основании побегов.

Для изучения индивидуального развития особей на начальных этапах онтогенеза в мае 2012 на грядку размером 100х0,3 м были высажены семена растений *H. perforatum*, которые произрастали на остепненном лугу.

Подсчет выживших растений и определение их онтогенетического состояния проводили

в сентябре каждого года. В конце сезона 2014 г. все выжившие растения были выкопаны.

Статистическую обработку данных проводили путем использования программы Statistica 5.1. При отсутствии нормального распределения выборки оценивали медиану (Me), для проверки гипотезы о равенстве генеральных средних двух независимых выборок был использован непараметрический критерий Уилкоксона-Манна-Уитни, с оценкой р-уровня значимости (p-level)

Результаты исследования

За все годы наблюдения смертность растений в посадках составила более 76 %. В первую зиму погибло около 60 % молодых растений. Развитие особей зверобоя в условиях посадок происходит значительно быстрее, по сравнению с развитием растений в условиях естественных сообществ [5, 12, 13], где переход к генеративному периоду отмечался только на седьмой год. Проведенные исследования показали, что в посадках к окончанию первого сезона (2012 г.) не были обнаружены цветущие экземпляры (рис. 1). До 80 % особей достигали имматурного онтогенетического состояния (im). Доля растений виргинильного онтогенетического состояния (v) составила менее 10 %. Уже на второй год до 80 % выживших растений достигли генеративного периода и были способны формировать семена. В онтогенетическом спектре максимум приходился на группу особей молодого генеративного онтогенетического состояния. Несмотря на то, что 97 % растений к окончанию третьего года достигли генеративного периода, 3 % остались в прегенеративном состоянии, что отражает их замедленное развитие в условиях посадок. В условиях искусственных посадок, имитирующих нарушенные сообщества, быстрое развитие растений проявлялось также в способности к формированию корнеотпрысковых побегов на ранних этапах онтогенеза, что характерно растениям с типом стратегии эксплерентов. Способность к данному типу стратегии поведения зверобоя отмечена ранее [8, 14]. Исследования показали, что единичные особи (1,3 %) второго года жизни формировали корнеотпрысковые побеги, доля трехлетних растений, способных к вегетативному разрастанию, возростала до

30 %. Развитие побегов отмечалось на боковых корнях, на расстоянии от 3 см до 12 см от материнского первичного куста. Появившиеся корнеотпрысковые побеги по морфологическим признакам идентичны растениям ювенильного онтогенетического состояния семенного происхождения. В год появления они не переходили в генеративный период.

В условиях посадок и в естественных сообществах формировались многопобеговые растения зверобоя (рис. 2), в пределах которых развивались разнокачественные побеги.

Сравнение надземных побегов у особей зверобоя, произрастающих в различных местообитаниях, показало, что растения, существующие на антропогенно-трансформированных местообитаниях, способны к проявлению типа стратегии эксплерентов. По таким показателям как число цветков на побеге, число семян в коробочке растения в условиях зарастающей пашни отличались от растений, произрастающих на малонарушенных остепненных лугах (табл. 1). Нами не были выявлены статистически достоверные различия по признаку число побегов в кусте между растениями различных местообитаний.

Большие различия наблюдались при сравнении типов побегов в пределах особи в разных местообитаниях (табл. 2). Тщательный анализ анатомо-морфологической структуры показал, что надземные побеги в пределах особи отличались по циклу развития и длительности жизни (рис. 3).

В пределах куста можно выделить следующие типы побегов:

1. Однолетние побеги.

Моноциклические побеги возобновления (рис. 3, а). Ортоотропные, хорошо развитые побеги, на которых образовывались генератив-

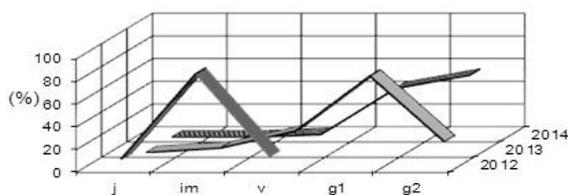


Рисунок 1. Динамика развития растений *H. perforatum* в посадках. Частота растений различных онтогенетических состояний к окончанию сезона

ные побеги. В зимний период побеги погибает, возможно сохранение целостности основания побега. На срезе такие побеги имели одно годичное кольцо.

Побеги обогащения. Развивались на побегах возобновления.

Побеги, развивающиеся из спящих почек. Цветки не формировали.

2. Двулетние и многолетние побеги.

Монокарпические ди-три-циклические побеги возобновления (рис. 3-б; 4). Анатомо-морфологический анализ показал, что основание побега, в месте отхождения его от каудекса, являлось многолетним (рис. 3-б; 4-б). Побеги анизотропные, приподнимающиеся. Междоузлия плагиотропной части побегов сближены, характерно незначительное образование придаточных корней. После цветения ортоотропная часть побега отмирает, плагиотропная часть с почками возобновления сохраняется. Здесь в следующем сезоне возможно образование моноциклических побегов возобновления. Календарный возраст отдельных побегов превышал три года.

Побеги с тонкими стеблями со сближенными междоузлиями, с чешуевидными листьями. Побеги располагались, как правило, плагиотропно либо анизотропно. Способны к укорене-

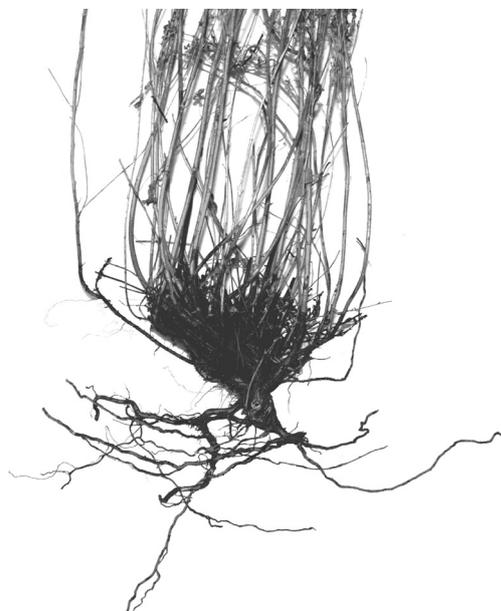


Рисунок 2. Строение вегетативных органов многопобеговых растений *H. perforatum* среднего возраста генеративного состояния (фото)

нию. При ортотропном положении в пространстве отмечался переход к цветению (рис. 3-в). Анатомическая структура побега характеризовалась целостной сердцевинной, насчитывалось до трех годичных колец.

При анализе анатомо-морфологической структуры надземных побегов особей зверобоя, существующих в условиях зарастающей пашни (местообитание 1), было отмечено, что у трехлетних особей *H. perforatum* доля моноциклических побегов, на которых формировались цветки, существенно преобладала (92 %) (табл. 2). Реализация побегов в пределах особи направлена не на формирование многолетних побегов, что обеспечило бы постепенное раз-

вертывание почек возобновления и длительное присутствие особей вида в сообществе, а на образование в относительно короткий период большого числа генеративных побегов, способствующих увеличению семенной продуктивности растения. Несмотря на мощные растения, преобладание моноциклических побегов соответствует характеру растений с типом стратегии эксплерентов.

В условиях малонарушенных сообществ можно констатировать высокую частоту многолетних побегов – до 40 %. В условиях остепненных лугов в структуре особи хорошо представлены и многолетние, и однолетние побеги (табл. 2), что обеспечивало устойчивое суще-

Таблица 1. Морфометрические показатели надземных побегов особей *H. perforatum*

Наименование	Медиана	Изменчивость признака	95% доверительный интервал для медианы	p– level
Число побегов в кусте				
Зарастающая пашня (1)	7	1-21	3-13	>0,05
Остепненный луг на склоне(2)	5	2-13	2-10	>0,05
Остепненный луг на карбон. почвах (3)	6	1-26	3-10	>0,05
Сосновый лес (4)	3,5	1-14	2-8	>0,05
Число цветков на побеге				
Зарастающая пашня (1)	103	61-164	79-132	*1-2 =0,43 1-3=0,000009
Остепненный луг на склоне(2)	81	3-232	48,5-153,5	2-3=0,00012 2-4=0,000105
Остепненный луг на карбон.почвах (3)	37	13-152	29-57	3-4=0,748
Сосновый лес (4)	41	10-81	21-62	1-4=0,000002
Число семян в коробочке				
Зарастающая пашня (1)	120,5	18-176	70-139	1-2=0,000007 1-3=0,000327
Остепненный луг на склоне(2)	37,5	3-120	21-77	2-3=0,02 2-4=0,145
Остепненный луг на карбон. почвах (3)	66,6	19-109	49-86	3-4=0,115
Сосновый лес (4)	60,5	3-86	49-70	1-4=0,000027

*1–2 – попарное сравнение местообитаний

Таблица 2. Сравнительная характеристика побегов в структуре особей *H. perforatum* различных местообитаний

Показатели	Место обитания	Зарастающая пашня	Остепненный луг на склоне	Остепненный луг на карбонатных почвах	Сосновый лес
Соотношение различных типов побегов в пределах куста (%)					
Моноциклические побеги возобновления		43,2	30,1	33,3	41,1
Однолетние побеги обогащения		49,3	27,7	26,0	19,2
Дициклические и трициклические, монокарпические побеги возобновления		6,3	38,6	33,3	30,1
Многолетние плагиотропные побеги		1,2	3,6	4,4	9,6
Частота корне отпрыскости		0,8	0,3	0,6	0,2

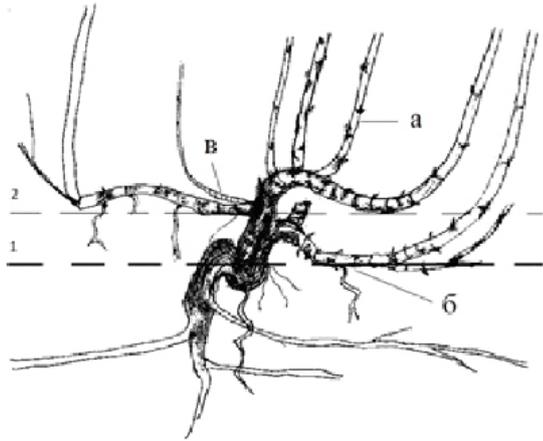


Рисунок 3. Морфологическое строение особей *H. perforatum*

а) моноциклические удлиненные побеги возобновления, б) многолетние, ди-три-циклические, монокарпические, анизотропные побеги возобновления, в) многолетние анизотропные или плагитропные побеги.

1) Уровень почвы; 2) Уровень подстилки

ствование особей вида в сообществе и хорошо выраженный процесс полового размножения. Это соответствовало проявлению конкурентно-рудерального типа стратегии. В экотонных лесных сообществах для особей *H. perforatum* характерно формирование большого числа многолетних побегов возобновления, увеличивается доля плагитропных укореняющихся побегов. Растения способны к выживанию на занятой территории, за счет семенного и вегетативного размножения. Поддержание численности ценопопуляции осуществляется как за счет полового, так и вегетативного размножения, что отражает конкурентно-стресс-толерантную стратегию.

Вариабельность типов побегов и их пространственное расположение определяет разнообразие жизненных форм *H. perforatum*. Жизненная форма криптофит характерна для растений, формирующих корнеотпрысковые побеги. В условиях малонарушенных сообществ многопобеговые особи образовывали своеобразный «каркас» из многолетних стеблей, благодаря которому в центре куста отмечалось накопление мелкозема и опадающих листьев, что способствовало формированию подстилки, в которой располагались почки возобновления. Это способствовало реализации жизненной формы гемикриптофит. Надземные побеги не втягивались в почву. На протяжении всего онтогенеза функционировал стержневой корень. У отдельных особей почки возобновления располагались на многолетней

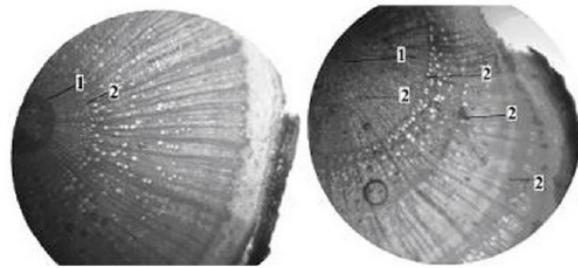


Рисунок 4. Анатомическая структура надземных побегов (фото)

а) монокарпический дициклический побег возобновления; б) многолетний монокарпический побег возобновления

1) Сердцевина, 2) Годичные приросты

части побега выше уровня подстилки, что типично хамефитам. Наличие в структуре надземных побегов признаков характерных как для хамефитов (некоторые почки выше уровня подстилки), так и гемикриптофитов, можно рассматривать в качестве переходной формы между многолетними травами и полукустарничками, что ранее было описано для видов рода *Salvia* [15].

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

В условиях лесостепной зоны Республики Татарстан у *H. perforatum* формируется стержнекорневая, облигатно корнеотпрысковая жизненная форма.

Для *H. perforatum* характерно формирование жизненной формы гемикриптофит, криптофит. Расположение почек возобновления на побегах выше уровня подстилки, возможно, способствует проявлению переходной морфологической структуры между гемикриптофитами и хамефитами и способствует устойчивости особей вида в растительных сообществах.

Многопобеговые особи *H. perforatum* характеризуются неоднородной структурой надземной побегов, что связано с циклом развития и длительностью жизни. Соотношение типов побегов в пределах растения может варьировать в различных типах растительности.

В условиях нарушенных сообществ зверобой проявляет тип стратегии «эксплерент», что выражается в быстром развитии особей на начальных этапах онтогенеза, хорошо выраженной вегетативной и генеративной сфере. В структуре куста преобладают однолетние моноциклические побеги.

10.05.2015

Список литературы:

1. Дубровная С.А., Мавлюдова Л.У. Разнообразие жизненных форм *Hypericum perforatum* L. на территории Республики Татарстан // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2012. – Т. 153. – кн. 2 – С. 170–182.
2. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Труды Центрально-Черноземного государственного заповедника им. проф. В.В. Алехина. Вып. 7. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та. – 1962. – 511 с.
3. Raunkiaer, C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press. – 1934. – 632 p.
4. Гонтарь Э. М. Курочкина Н.Ю. Возрастная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* (CLUSIACEAE), *Polemonium saeruleum* (POLEMONIACEAE) и *Primula macrocalyx* (PRIMULACEAE) в Хакасии, на Алтае и в Восточном Казахстане // Раст. ресурсы. – 2005. – Т. 41. – № 2. – С. 17–28.
5. Гонтарь Э.М., Годин В.Н. Онтогенез зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. 3. Йошкар-Ола: Мар. ГУ. – 2002. – С. 201–213.
6. Clark N. The biology of *Hypericum perforatum* L. var. *angustifolium* DC. (St. John's wort) in Ovens Valley, Victoria, with particular references to entomological control // Aust. J. Bot. – 1953. – V. 1. – P. 95–120.
7. Tisdale E. W., Hironaka M., Pringle W. L. 1959. Observations on the autecology of *Hypericum perforatum* // Ecology. – 1959. – Vol. 40. – No. 1. – P. 54–62.
8. Пархоменко В. М. Биологические особенности и структура ценопопуляций Зверобоя продырявленного (*HYPERICUM PERFORATUM* L.) в условиях Саратовской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Саратов. – 2012. – 20 с.
9. Шишкин Б. К., Бобров Е. Г. Род Зверобой (*Hypericum*). Флора СССР. Л., М.: Наука. – 1949. – Т.15. – С. 201–253.
10. Lotocka B., Osinska E. Shoot anatomy and secretory structures in *Hypericum* species (*Hypericaceae*) // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2010. – V. 163. – P. 70–86.
11. Мазей Н.Г. Анатомические особенности вегетативных органов зверобоя продырявленного в ходе онтогенеза // Изв. Пенз. гос. пед. ун-та. – 2010. – № 17. – С. 9-19.
12. Эчишвили Э.Э. Биология зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L.) в культуре на Севере: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Сыктывкар. – 2010. – 18 с.
13. Раал А., Пихлик У., Паавер У. и др. Влияние густоты посадки *Hypericum perforatum* L. на его развитие и содержание действующих веществ // Раст. ресурсы. – 2004. – Т. 40. – № 3. – С. 36-41.
14. Weed Risk Assessment / editors: R. H. Groves, F. D. Panetta, J. G. Virtue. Collingwood: CSIRO PUBLISHING. – 2001. – 245 p.
15. Байкова Е.В. Род шалфей: Морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука. 2006. – 248 с.

Сведения об авторах:

Дубровная Светлана Алексеевна, доцент кафедры ботаники и физиологии растений Института фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета, кандидат биологических наук
e-mail: csdubrovnaya@inbox.ru

Хуснетдинова Ландыш Завдетовна, старший преподаватель кафедры ботаники и физиологии растений Института фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета, кандидат биологических наук
e-mail: husnetdinova.l@mail.ru

Галаятдинова Румия Ильдаровна, студентка кафедры ботаники и физиологии растений Института фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета
e-mail: rumia.1993@mail.ru

420008, Казань, , ул. Кремлёвская, 18, тел.: (843) 2337649