

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ *SYMPLOCARPUS RENIFOLIUS*

© 2010 М.Н. Колдаева

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Поступила в редакцию 10.05.2010

Изложены результаты исследования онтогенетического развития *Symplocarpus renifolius* на юге Дальнего Востока. Установлено, что онтогенез *S. renifolius* характеризуется большой продолжительностью (100 и более лет) и медленным развитием особей. Корневище формируется как эпигеогенное в возрастном состоянии проростка. Смена моноподиального нарастания на симподиальное происходит у виргинильных растений. Генеративный период длится более 30 лет.

Ключевые слова: *Symplocarpus renifolius*, *Araceae*, онтогенез, возрастные состояния

Symplocarpus renifolius Schott ex Tzvel. (связноплодник почколистный) принадлежит к тепло- и влаголюбивому семейству ароидных (*Araceae* Juss.), распространенному главным образом в тропических и субтропических районах Земного шара [1, 2]. Во флоре Дальнего Востока он является, по мнению В.Н. Васильева [3], реликтом раннетретичного времени, оставшимся от когда-то существовавшей здесь мангровой растительности. Обитает на влажных участках в смешанных и лиственных, преимущественно долинных лесах, реже на лугах и в кустарниковых зарослях, сформировавшихся после уничтожения леса. По современному состоянию на территории России вид отнесен к категории редких растений с сокращающимся ареалом [4]. Основная причина тому – сокращение площади лесов в результате вырубki, лесных пожаров и несанкционированных сельскохозяйственных палов. Вместе с тем, *S. renifolius* – растение декоративное, перспективное для выращивания на сырых и влажноватых затененных участках. Все части растения находят разнообразное применение в народной медицине. В вареном виде его можно использовать как пищевое [1, 5-8]. Сведения об отдельных сторонах биологии *S. renifolius* разноречивы, а особенности развития остаются недостаточно выясненными [1, 4, 8-12].

Цель работы: описать онтогенетическое развитие *S. renifolius*.

Материал и методика. Материал собирали в естественных местообитаниях в период с 1986 по 2008 гг. на территории Приморского края: в Хасанском, Шкотовском районах, в материковой и островной (о-в Попова) части окрестностей г. Владивостока, на территории Хабаровского края в окрестностях г. Николаевска-на-Амуре, а так же на коллекционном участке лаборатории флоры Дальнего Востока Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток).

Колдаева Марина Николаевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник. E-mail: mnkoldaeva@mail.ru

Проращивание семян наблюдали в лабораторных условиях и при посевах в открытом грунте. Для изучения брали живые растения, находящиеся в различном возрастном состоянии в количестве не менее 25 экземпляров для каждого состояния. Исследования проводили согласно методикам, разработанным [13-15]. При разграничении периодов онтогенеза и возрастных состояний опирались на работы Т.А. Работнова [16], А.А. Уранова [17], Л.А. Жуковой [18 и др.]. В описаниях придерживались общеизвестной терминологии [19].

Результаты и обсуждение. В онтогенезе *S. renifolius* выделено 4 периода и 10 возрастных состояний.

Латентный период. Соплодия созревают во второй-третьей декаде августа. Семена округло- или овально-почковидные, выпуклые в сторону верхушки семени и вдавленные в основании. Окраска семени от светло-коричневой до темно-коричневой. Семена очень крупные, особенно для травянистых растений умеренного климата. Масса 1000 штук в среднем составляет 663 грамма. Размерные показатели семян в значительной степени варьируют. Длина колеблется от 0,3 до 0,9 см, ширина – от 0,45 до 1,5 см, толщина – от 0,32 до 1,2 см. Семя представляет собой развитый зародыш, лишенный специализированных покровных и запасющих тканей, развивающихся из структур семязачатка.

Виргинильный период.

Проростки. Прорастание подземного типа, начинается в первую весну после созревания семян. Возрастное состояние проростка, как правило, подземное и длится один год. Зачаток побега, сформированный еще в семени, выходит из колеоптиля через отверстие, заметное на верхушке семени в виде короткого, темного штриха, оканчивающегося темно-коричневой точкой. Зародышевый корешок появляется, прорывая колеоризу рядом с отверстием в колеоптиле. В данном случае колеоптиль и колеориза тракуются как части проростка однодольных растений [20]. Последовательность появления зародышевой

почечки и зародышевого корешка в процессе прорастания непостоянная. Первым может появиться как почечка, так и корешок, при этом время их появления может быть разделено 3-10 днями. На конце растущего корешка хорошо заметен корневой чехлик (рис. 1, а). У проростка образуется 3-4 розеточных листа. Они чешуевидные, относительно тонкие, зеленые, первые меньших размеров относительно последующих, недифференцированные – зачаток листовой пластинки отсутствует (рис. 1, б). К осени два первых из них, и меньших по размеру, буреют и отмирают. На верхушке укороченного подземного побега из оставшихся чешуевидных листьев выступает крупная почка, превышающая их на 1/2-1/3 длины. Почка 1,1-2 см длиной, 0,2-0,3 см диаметром, состоит из 2-3 крупных, утолщенных, наружных чешуй, одного (редко – 2) зачатков листьев будущего года и зачатков чешуй и листьев последующего за ним года развития. Корневая система проростка смешанного типа. Она представлена главным и придаточными корнями. Степень развитости главного корня бывает различной. Рост его может остановиться при длине 0,3-0,5 см или при достижении длины 2-4 см, при этом главный корень может быть неветвящимся или иметь многочисленные боковые ответвления 1-го порядка. Главный корень обычно остается относительно коротким и слабо развитым по сравнению с придаточными корнями. В некоторых случаях размеры и строение его у проростка мало отличается от придаточных корней (рис. 1, б). Придаточные корни в числе 2-4, до 20 см длиной и 0,2 см диаметром, образуются на эпикотиле – сильно укороченном подземном стебле, преобразующимся в многолетнюю подземную часть растения – корневище. Придаточные корни растут вглубь почвы наклонно или почти вертикально, что способствует дальнейшему заглублению проростка с семенем в грунт. От них отходят многочисленные придаточные корни II-го порядка, ветвление их слабое, ответвления III-го порядка короткие, единичные.

Ювенильные растения. Данное возрастное состояние наступает во вторую весну после осеннего посева семян. В это время происходит развертывание терминальной почки. Побег ювенильного растения в естественных местах обитания имеет 2-3 чешуевидных розеточных листа с редуцированной пластинкой и один длинночерешковый ассимилирующий лист. При грунтовых посевах образуется 1-2 ассимилирующих листа. В лабораторных опытах ювенильные растения в первый год могут образовывать 3-5 чешуевидных листьев и по одному (60% семян), два (32%) или три (8%) ассимилирующих листа. Над землей выступает верхушка верхнего чешуевидного листа. Ассимилирующий лист ювенильного растения небольших размеров, 10-17 см длиной. Листовая пластинка

5,8-7,6 см длиной и 4-5,5 см шириной, продолговато-яйцевидная с усеченным или слабо сердцевидным основанием и туповатой верхушкой. В ювенильном возрастном состоянии растения находятся 1-2 года, все это время побег сохраняет связь с семенем. На второй год в природных условиях может образоваться 2 ассимилирующих листа, а размеры листовой пластинки увеличиваются до 9,5 см длины и 7 см ширины. Корневище достигает 0,5-0,7 см длины и 0,6-0,8 см диаметра. Число придаточных корней возрастает до 7-11, увеличивается их длина (до 25 см) и диаметр (до 0,25 см). Придаточные корни образуются главным образом на нижней стороне корневища. После развертывания верхушечной почки и появления ассимилирующих листьев семя еще 1-2 года продолжает оставаться связанным с развивающимся растением. Несмотря на это мы отнесли такие растения к ювенильному возрастному состоянию, так как на данном этапе питающая функция семени исчерпана, в подземной сфере растения имеется мощная корневая система и корневище.

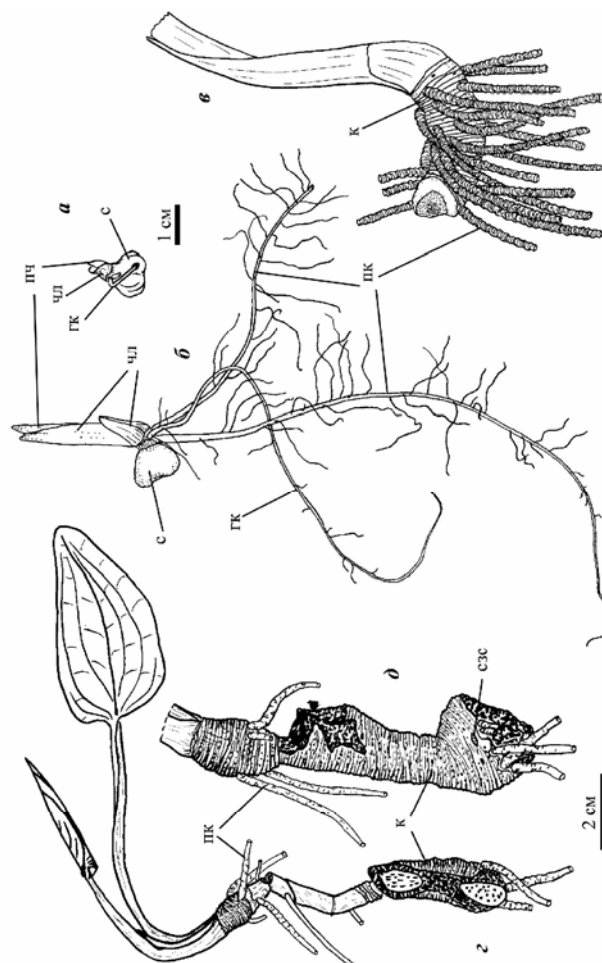


Рис. 1. Строение *S. renifolius* на разных этапах онтогенетического развития: а – проросшее семя, б – проросток, в – имматурное растение, г, д – семяное растение; гк – главный корень, к – корневище, п – верхушечная почка, ПК – придаточный корень, с – семя, сзс – след прикрепления зачатка соцветия, чл – чешуевидный лист

Имматурные растения. После разрушения семени, то есть на 3-4 год растения *S. renifolius* переходят в имматурное возрастное состояние (рис. 2, а). У имматурных растений продолжается увеличение мощности корневой системы (количества, длины и диаметра придаточных корней I–III-го порядков). Длина корневища возрастает до 1,7-3,2 см, диаметр его новообразованной части – до 0,7-1,7 см. Число листьев – 1-3, листовая пластинка 6-8,5 см длиной и 5-7 см шириной, слабосердцевидная в основании, черешок 11-23 см длиной. Продолжительность данного возрастного состояния в природных условиях 15-22 года. Оценку его длительности проводили приблизительно, исходя из среднего числа ежегодно образующихся чешуевидных и ассимилирующих листьев и подсчета листовых следов на корневище. В конце имматурного возрастного состояния начинается разрушение базальной части корневища.

Виргинильные растения. Виргинильное возрастное состояние длительное, характеризуется дальнейшим увеличением размеров различных частей растений и их количества. Число листьев возрастает до 3-5, длина листовой пластинки – до 26-38 см, ширина – до 17-35 см, длина черешка – до 55-49 см. Форма листовой пластинки яйцевидная с сердцевидным основанием и туповатой верхушкой. Корневище достигает 2,5 см диаметра и 4-8,5 см длины, по форме оно дуговидно согнутое цилиндрическое или наклонно-конусовидное (рис. 1, в). Придаточные корни в числе 25-54, 0,3-0,45 см диаметром. У виргинильных растений в почке начинают формироваться зачатки соцветий, которые в дальнейшем не развиваются и отмирают. С образованием зачатков соцветий моноподиальное нарастание побега сменяется симподиальным.

Расположение корневища на протяжении всего виргинильного периода развития во многом определяется ориентацией зародышевой почечки при прорастании и тем, насколько благоприятны для активного роста растения условия произрастания. Корневище может быть плагиотропным, ортотропным или наклонным. В зависимости от этого меняется и форма корневища. Оно может быть дуговидно или крючковидно изогнутым, цилиндрическим, конусовидным, с перетяжками при уменьшении диаметра. В условиях культуры отдельные особи зацветают в возрасте 5 лет. В естественных местах произрастания прегенеративный период гораздо более длительный.

Генеративный период.

Молодые генеративные растения образуют, в отличие от зрелых генеративных растений, 4-6 листьев меньших размеров (листовая пластинка до 40 см длиной и 38 см шириной, черешок до 47 см длиной). Корневище цилиндрическое, ортотропное, 6-9 см длиной, 3,2-3,7 см

диаметром. Число придаточных корней 60-106, диаметр 0,6-0,65 см. Верхушечная почка формирует соцветие. У молодых генеративных растений оно единственное, с покрывалом до 10 см длиной.

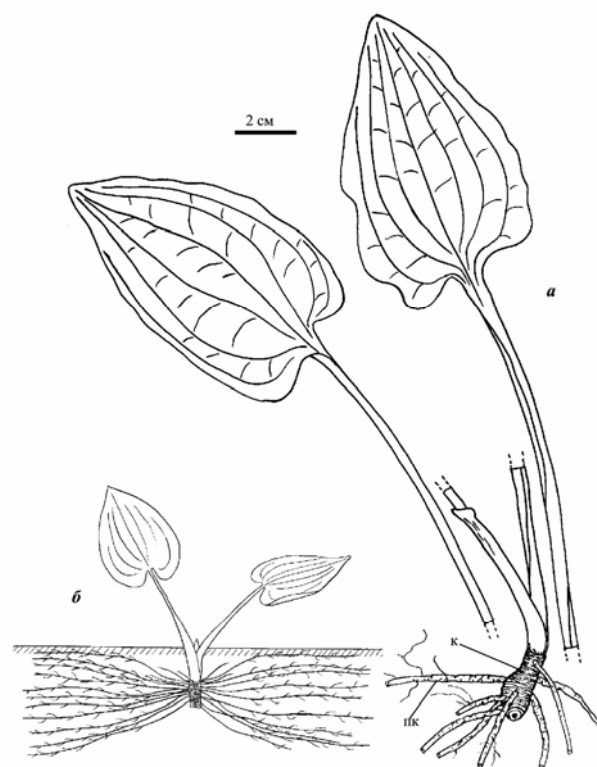


Рис. 2. а – имматурное растение (im), б – строение генеративного растения (g)(схематично); к – корневище, пк – придаточные корни

Зрелые генеративные растения ежегодно формируют розетку из 5-8 крупных черешковых листьев до 105 см длиной (рис. 3, б). Пластинка листа 22-50 см длиной и 17,5-45 см шириной, яйцевидная или широкояйцевидная с глубоко-сердцевидным основанием и коротко заостренной верхушкой. Черешок листа желобчатый, 35-64 см длиной, 1,7-3,2 см шириной. Крупные жилки с верхней стороны листа вдавленные, с нижней – сильно выступающие. Основания черешков и конус нарастания многолетней побеговой системы погружены в почву.

Соцветие *S. renifolius* – округлый или овальный, часто слегка уплощенный початок, крепится к короткой, 1,5-2 см, ножке. Початок окружен мясистым, винно-красным, реже зеленовато-желтым покрывалом, яйцевидным в основании с клювовидно оттянутой верхушкой, 8-16 см длиной. Покрывало с початком располагается на утолщенном окрашенном стебле до 20 см длиной. В зависимости от степени развитости растение может образовывать 1 или 2 соцветия (рис. 3, а). В условиях культуры изредка отмечается одновременное развитие 3 соцветий, первое из них более крупное.

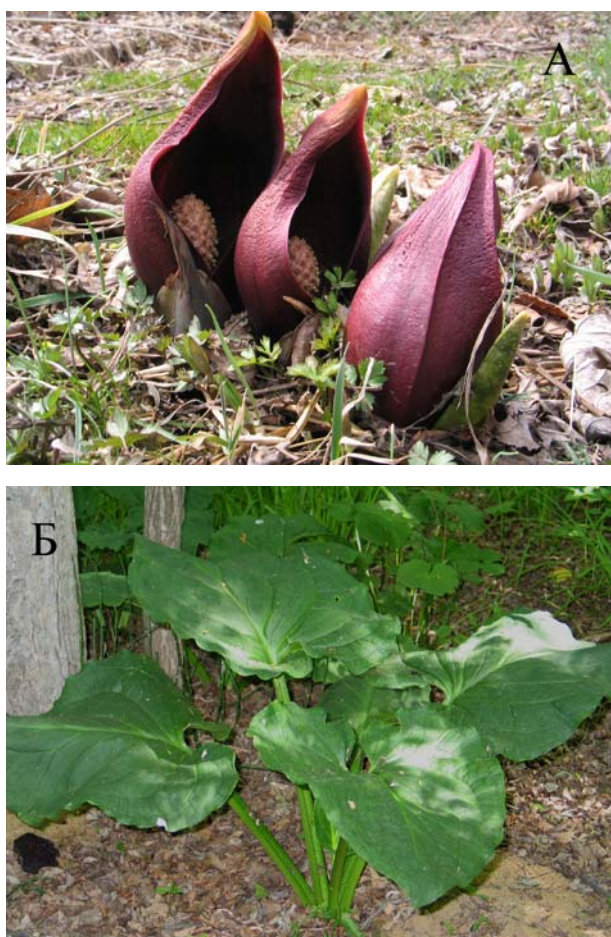


Рис. 3. Генеративное растение *S. renifolius*. А – во время цветения, Б – во время вегетации

Корневище зрелой генеративной особи цилиндрическое, нарастает ортотропно, 8-13 см длиной и 3,5-5,5 см диаметром, верхушка его располагается на глубине 15-25 см. Поверхность корневища коричневого цвета, поперечно исчерчена кольцами листовых следов, междоузлия не выражены. На корневище спиральными рядами располагается более 10 спящих пазушных почек, до 0,25 см в поперечнике. Нарастание симподиальное. Корневище формируется за счет годичных приростов моноподиальных розеточных побегов. За один вегетационный сезон их развертывается от 4 до 7. От корневища отходят многочисленные придаточные шнуровидные контрактильные корни, покрывая практически всю его поверхность. С их помощью растение прочно закрепляется и втягивается в почву. Длина контрактильных корней достигает 45-65 см, диаметр – 0,45-0,7 см, число – 75-200 и более. Нарастание их идет параллельно субстрату или слегка наклонно, поэтому распределяются они главным образом на уровне залегания корневища. Придаточные корни II-го порядка – питающие, образуются на расстоянии 15-20 см от корневища, многочисленные, до 15 см длиной, слабо ветвящиеся, с придаточными корнями III-го порядка до 3 см длиной (рис. 2, б).

Продолжительность генеративного возрастного состояния превышает 30 лет. По крайней мере, на протяжении стольких лет мы ежегодно наблюдали цветение отдельных экземпляров, находящихся в генеративном возрастном состоянии. Точную длительность данной фазы, как и абсолютный возраст особи, определить невозможно из-за постоянного отмирания базальной части корневища. Наиболее интенсивно разрушается центральный цилиндр, менее интенсивно – придаточные корни. Долше всего сохраняется коровая часть корневища. Приблизительный возраст сохраняющейся части корневища 18–25 лет, длительность существования придаточных корней около 10–18 лет.

Старые генеративные растения характеризуются заметным уменьшением диаметра корневища и уменьшением числа новообразующихся корней. Диаметр корневища после резкого сужения может стабилизироваться, в этом случае его форма приобретает характерный вид бутылочного горлышка. Размер листьев, соцветий и покрывала при этом так же уменьшается. В отдельные годы старые генеративные растения не образуют развитых соцветий.

Постгенеративный период.

Субсенильные растения характеризуются меньшими размерами подземных и надземных частей. Базальный диаметр корневища меньше апикального и может неравномерно изменяться по его длине, результатом чего являются перетяжки корневища. Листья значительно уменьшаются в размерах, имеют более вытянутую, со слабосердцевидным основанием пластинку. В начале субсенильного возрастного состояния растения образуют побеги с неполным циклом развития. Несмотря на то, что зачатки соцветий продолжают формироваться и их можно обнаружить в терминальной почке, развитые соцветия отсутствуют – побеги не переходят к цветению. В это время многолетняя побеговая система продолжает нарастать симподиально. Позднее зачатки соцветий перестают продуцироваться, нарастание сменяется на моноподиальное.

Сенильные растения встречаются редко. Корневище сенильного растения имеет неравномерную толщину, несет явные следы разрушения на различных участках. Придаточные корни единичные, 0,2-0,3 см диаметром, и располагаются главным образом в базальной части корневища. Образование новых придаточных корней почти не наблюдается (рис. 1, г, д). Пазушные спящие почки мелкие, слабо развитые. Зачатки соцветий отсутствуют. На более старой части корневища можно обнаружить единичные следы прикрепления отмерших зачатков соцветий. При отмирании терминальной почки может тронуться в рост одна из ближайших к ней спящих пазушных почек, продуцирующая боковой побег (рис. 1, г, д). Новая побеговая система

ежегодно формирует 1-3 ассимилирующих листа с упрощенной листовой пластинкой, по строению и размерам аналогичных ювенильным. Однако, в отличие от ювенильных растений, придаточные корни единичные, располагаются в базальной части корневища.

Изучение онтогенеза *S. renifolius* позволяет нам выделить 3 онтобиоморфы:

1. Короткокорневищное одноосное моноподиально нарастающее растение с розеточным побегом и корневой системой смешанного типа (гетероризное). Данная онтобиоморфа характерна для растений от проростков до имматурного возрастного состояния, в имматурном возрастном состоянии сменяется онтобиоморфой 2.

2. Короткокорневищное одноосное моноподиально нарастающее растение с розеточным побегом и придаточной корневой системой (гоморизное). Данную онтобиоморфу имеют растения с неразвитым главным корнем, от проростков до виргинильного возрастного состояния, а также в субсенильном и сенильном возрастных состояниях.

3. Короткокорневищное одноосное симподиально нарастающее растение с системой монохазильно сочлененных моноподиальных монокарпических розеточных побегов и придаточной корневой системой (гоморизное). Данная онтобиоморфа характерна для генеративного возрастного состояния, а так же проявляется в конце виргинильного и начале субсенильного возрастных состояний.

Выводы: все возрастные состояния в онтогенетическом развитии *S. renifolius* характеризуются большой продолжительностью. Морфометрические показатели надземной и подземной частей растений различных возрастных состояний, начиная с ювенильного, изменяются постепенно. Переход из одного возрастного состояния в последующее сглаженный. Ключевыми моментами в онтогенезе *S. renifolius*, служащими для разграничения возрастных состояний, являются: начало прорастания, нарушение связи с семенем, начало разрушения базальной части корневища, образование развитых соцветий и цветение, смена типа нарастания многолетней побеговой оси, разрушение корневища на различных участках поверхности и преобладающее отмирание контрактильных корней. Генеративный период в онтогенезе *S. renifolius* наиболее длительный. По нашим материалам, продолжительность онтогенетического развития растений данного вида может превышать 100 лет.

В ходе онтогенеза выделены 3 онтобиоморфы. Для генеративного возрастного состояния характерна онтобиоморфа короткокорневищного одноосного симподиально нарастающего растения с системой монохазильно сочлененных моноподиальных монокарпических розеточных побегов и придаточной корневой

системой. Корневище *S. renifolius* формируется как эпигеогенное, начиная с возрастного состояния проростка. В дальнейшем оно остается погруженным в почву благодаря активной деятельности многочисленных контрактильных корней.

Медленное развитие и значительная длительность всех возрастных состояний в онтогенезе травянистого растения, обнаруженные у *S. renifolius*, – редкое явление в умеренном климате и в целом не характерное для него. Это подтверждает реликтовый характер данного растения и указывает на то, что становление его происходило в природно-климатических условиях значительно отличающихся от тех, в которых вид обитает в настоящее время.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Грудзинская, И.А. Семейство аронниковые (*Araceae*) // Жизнь растений. – М.: Просвещение, 1982. – Т. 6. – С. 466-493.
2. Цвелев, Н.Н. Сем. Ароидные – *Araceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1996. – Т. 8. – С. 358-364.
3. Васильев, В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – С. 361-458.
4. Харкевич, С.С. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана / С.С. Харкевич, Н.Н. Качура. – М.: Наука, 1981. – 234 с.
5. Конюхов, В.П. Динамика накопления биологически активных веществ в лизихитоне камчатском и симплокарпусе вонючем / В.П. Конюхов, В.С. Конюшко, Б.С. Субботин // Учен. зап. Хабаровск. гос. пед. ин-та. 1970. – Т. 26. – С. 59-62.
6. Фруентов, Н.К. Лекарственные растения Дальнего Востока. – Хабаровск: Хаб. кн. изд-во, 1974. – 394 с.
7. Шретер, А.И. Лекарственные растения советского Дальнего Востока. – М.: Медицина, 1975. – 326 с.
8. Егорова, Е.М. Дикорастущие декоративные растения Сахалина и Курильских островов. – М.: Наука, 1977. – 253 с.
9. Вавилова, Л.П. Фенология ароидных в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1979. – Вып. 113. – С. 17-22.
10. Вавилова, Л.П. Культура ароидных в Москве // Гл. ботан. сад. – М., 1981. – 10 с. – Деп. в ВИНТИ № 2768-81 Деп.
11. Вавилова, Л.П. Интродукция ароидных флоры СССР в Москве: Автореф. дис. канд. биол. наук. – М., 1982. – 24 с.
12. Абанькина, М.Н. Симплокарпус вонючий – *Symplocarpus foetidus* (L.) Nutt. // Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. – С. 46-52.
13. Серебряков, И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. наука, 1952. – 392 с.

14. Серебряков, И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. – М.-Л.: Наука, 1964. – С. 146–205.
15. Серебрякова, Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
16. Работнов, Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в стационарных геоботанических исследованиях // Тр. БИН АН СССР. – 1950. – Сер. 3, вып. 6. – С. 112-120.
17. Уранов, А.А. Возрастной спектр ценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.
18. Жукова, Л.А. Некоторые аспекты изучения онтогенеза семенных растений // Вопросы онтогенеза растений. – Йошкар-Ола, 1988. – С. 3-14.
19. Жмылев, П.Ю. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. – М.: 2005. – 256 с.
20. Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. – Л.: Наука, 1985. – 317 с.

ONTOGENETIC DEVELOPMENT OF *SYMPLOCARPUS RENIFOLIUS*

© 2010 M.N. Koldaeva

Botanical Garden-institute FEB RAS, Vladivostok

Results of research the ontogenetic development of *Symplocarpus renifolius* in the south of Far East are stated. It is established, that ontogenesis of *S. renifolius* is characterized by the big duration (100 and more years) and slow development of species. The rhizome is formed as epiogenic in the age condition of plantlet. Change of monopodial outgrowth on sympodial occurs at virginilian plants. Generative period lasts more than 30 years.

Key words: *Symplocarpus renifolius*, *Araceae*, *ontogenesis*, *age conditions*