

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ БИОМОРФ У НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

©2011 Г.О. Османова, И.В. Шивцова

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола

Поступила 05.04.2010

В результате сравнительного морфологического анализа растений модельных видов, произрастающих в неодинаковых экологических условиях, описаны разные типы биоморф. Отмечено, что тип биоморф у *Fragaria vesca* L. меняется не только в ходе онтогенеза, но и в течение вегетационного периода, а у *Plantago lanceolata* L. – определяется жизненной формой и особенностями экотопа.

Ключевые слова: *Fragaria vesca*, *Plantago lanceolata*, жизненная форма, биоморфы: моноцентрическая, неявнополицентрическая, явнополицентрическая, ацентрическая, переходная

Устойчивость любой системы как единого целого зависит от возможности системы и составляющих ее элементов изменяться во времени и пространстве. В основе структуры и динамики ценопопуляций лежат структура и динамика особей, которые определяются жизненными формами [9, 10, 20], типами биоморф растений [11, 18] и их положением в пространстве.

Термины «биоморфа» и «жизненная форма» часто используют как синонимы. Однако в нашей работе мы сочли необходимым разделить эти понятия. Жизненную форму мы рассматриваем в рамках эколого-морфологической концепции Варминга-Серебрякова. Жизненная форма – это внешний облик растений (габитус), который возникает в онтогенезе в результате роста растений в определенных экологических условиях. Тип габитуса определяется строением побегов, положением в пространстве и длительностью его жизни, а также строением побеговых систем.

Ряд исследователей рассматривают биоморфу как более широкое понятие, чем жизненную форму, подчеркивая ее фитоценотическую сторону согласно теории фитогенного поля А.А. Уранова [14]. Биоморфу мы рассматриваем в понимании О.В. Смирновой с соавторами [11] как демографическую единицу с разным количеством центров закрепления. По характеру пространственного размещения структурных частей (побегов, корней, почек возобновления) и степени их автономности выделены следующие биоморфы: моноцентрический, неявнополицентрический, явнополицентрический, ацентрический [11, 18].

Объектами исследования были выбраны многолетние травянистые растения с дициклическими монокарпическими побегами и системой придаточных корней, гемикриптофиты: подорожник ланцетолистный (*Plantago lanceolata* L. сем. *Plantaginaceae* Juss.) – короткокорневищный факультативно стержнекорневой или корнеотпрысковый поликарпик и земляника лесная (*Fragaria vesca* L. сем. Rosaceae L.) – короткокорневищный наземно-столонообразующий поликарпик.

Османова Гюльнара Орудж кзы, канд. биол. наук, доцент, e-mail: gyosmanova@yandex.ru; Шивцова Ирина Владимировна, канд. биол. наук, директор, e-mail: innov@marsu.ru

Цель работы – проанализировать формирование биоморф у модельных видов в различных местообитаниях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собирали на территории Республики Марий Эл (РМЭ). Исследования *P. lanceolata* проводили на суходольных лугах, пойменном лугу пастбищного использования, склоне мелиорационного канала и экотонно-опушечном ценозе, которые различались по механическому составу почв (песчаные, супесчаные, суглинистые, легкие супесчаные, щебень соответственно). Таким образом, нами был построен ряд местообитаний по механическому составу почв.

Сбор материала по изучению *F. vesca* проводили на территории Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» РМЭ в сообществах, отличающихся по характеру почв и по типу фитоценоза: *сосняк-можжевелово-ланьшишево-зеленомошный* – почва – бурая, лесная, связно-песчаная на слоистых средних и крупнозернистых аллювиально-деллювиальных песках; экотонные сообщества: *литняк осиновый* – в ельнике-черничнике с примесью лиственных деревьев, почва – бурая, лесная, связно-песчаная грунтово-глееватая на слоистых песках; *ежово-разнотравный луг* – на опушке смешанного леса с почвой – дерново-среднеподзолистой, связно-песчаной, грунтово-глееватой на двучленных песчано-суглинистых породах;rudеральное сообщество на застраивающей *насыти железнодорожного полотна*, с почвой слабо сформированной, где среди крупного известнякового щебня произрастает при полной фоновой освещенности *F. vesca*.

В работе использовали сравнительно-морфологический и популяционно-онтогенетический методы [8, 15]. Жизненные формы модельных видов описаны по эколого-морфологической классификации И.Г. Серебрякова [10], а типы биоморф – по эколого-демографической классификации О.В. Смирновой с соавторами [11]. В качестве счетной единицы рассматривалась особь семенного и вегетативного происхождения.

Модельные виды, как в природе, так и в посадках могут быть однорозеточными и многорозеточными. Под однорозеточными мы понимаем

однопобеговые растения с вегетативными орто-тропными розеточными или генеративными орто-тропными полурозеточными побегами. Многорозеточные особи представлены системой побегов или комплексом побегов замещения [1], состоящие из побега n -го порядка, за который мы принимали скелетный моноподиальный побег с собственной корневой системой [2] и всех боковых побегов разных порядков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Для более полной биоморфологической характеристики растений разных видов необходимо учитывать следующие признаки: структуру подземных органов, характер ветвления надземных и подземных побегов, наличие специализированных органов размножения, особенности пространственной структуры особи и степень вегетативной подвижности, способность к вегетативному размножению. Типы биоморф у объектов исследова-

ния представлены разными жизненными формами и способны изменяться не только в различных местообитаниях (*P. lanceolata*), но и в течение вегетационного периода (*F. vesca*).

Высокая пластичность подземных органов у особей *P. lanceolata* в разных местообитаниях, в зависимости от механического состава почвы, приводит к крайним проявлениям морфологической поливариантности – вплоть до изменения жизненной формы [4].

Моноцентрический тип биоморф у *P. lanceolata* представлен:

а) одно- и многорозеточными растениями стержнекорневой жизненной формы на песчаных и легких супесчаных почвах; б) одно- и многорозеточными короткокорневищно-кисте-корневыми особями – на суглинистой почве; в) стержнекорневыми-короткокорневищными однорозеточными растениями – на щебне (рис. 1).



А



Б

Рис. 1. Моноцентрическая биоморфа у *P. lanceolata*:
А – стержнекорневая жизненная форма, Б – короткокорневищная жизненная форма



А



Б

Рис. 2. Моноцентрический тип биоморф у *F. vesca*:
А – диаспора имматурного состояния; Б – особь субсенильного состояния

У *F. vesca* моноцентрическую биоморфу имеют диаспоры имматурного (im) состояния (рис. 2), которые развиваются на столонах (кистекорневой габитус), а также особи виргинильного (v), молодого генеративного (g₁), средневозрастного (g₂) и

старого генеративного (g₃), субсенильного (ss) и сенильного (s) состояний с короткокорневищной жизненной формой (рис. 2). В виде моноцентрической биоморфы растения в виргинильном и генеративных онтогенетических состояниях существо-

ствуют в начале вегетационного сезона, когда рост столонов только начинается, и в конце вегетационного периода, когда их появление прекращается. Однорозеточные и многорозеточные особи *F. vesca* субсенильного и сенильного онтогенетических состояний на протяжении всего вегетационного периода являются моноцентрическими.

Приземное расположение почек возобновления часто обусловлено деятельностью втягивающих корней растений [3, 10, 12, 13 и др.], как, например, у особей *P. lanceolata*. В пазухах листьев вегетативного розеточного побега закладывались

почки, которые в дальнейшем могли стать подземными «скрытыми укороченными побегами» [6] или спящими почками, как их называют другие авторы [7, 10]. Повреждение верхушки побега растения *n*-го порядка (вытаптывание или скашивание), а также его отмирание стимулировало рост почек возобновления, а это, в свою очередь, приводило к формированию системы побегов или многорозеточности. Побеги замещения с собственной корневой системой можно рассматривать как единицы воздействия на среду.



Рис. 3. Неявнополицентрическая биоморфа: А – *P. lanceolata*, Б – *F. vesca*

На экспериментальном участке МарГУ у особей *P. lanceolata* в случае гибели побега *n*-го порядка на живых подземных органах закладывались адвентивные почки. Вначале их развитие происходило под землей, а затем за счет удлинения междуузлий. Дочерние розеточные побеги выносились на поверхность почвы с образованием собственной корневой системы. Наличие нескольких близкорасположенных центров закрепления с перекрывающимися фитогенными полями [15] приводило к формированию неявнополицентрической биоморфы (рис. 3). Такой же тип биоморф нами был обнаружен у особей *F. vesca*. На главном побеге, залегающем глубоко в почве, из спящих почек формировались диаспоры, которые при помощи удлиненных междуузлий или «ложных» [19] столонов выносились в верхние слои почвы для поддержания жизнедеятельности особи. Когда на таком дочернем розеточном побеге начиналась формироваться собственная корневая система, а столоны у такого растения [5] не образовывались, это приводило к появлению нескольких сближенных центров закрепления, и особь имела неявнополицентрическую биоморфу (рис. 3Б). Явнополицентрическая биоморфа у *F. vesca* формируется следующим образом: на плахиотропных побегах особей этого вида образуются

диаспоры, в момент появления собственной корневой системы они закрепляются, сохраняя связь с материнской особью (рис. 4). Растения этой биоморфы существовали недолго, менее одного вегетационного сезона. Поэтому, придерживаясь взглядов А.П. Хохрякова [16], такой габитус

можно считать фенобиоморфой, поскольку он регулярен, постоянен и закономерен краткосрочно. В конце лета наступала морфологическая дезинтеграция [11]: столоны отмирали и особь вновь становилась моно- или неявнополицентрической.

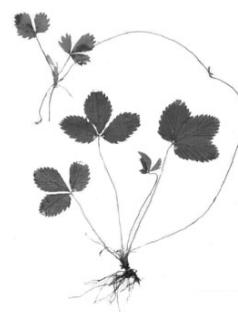


Рис. 4. Растение *F. vesca* явнополицентрической биоморфы

и биоморф: моно- и неявнополицентрические. При переходе особей этих биоморф в явнополицентрические растения *F. vesca* существовали в виде системы, состоящей из особей со столонами и диаспорами на них. Особь с неукоренившимися диаспорами пока нельзя считать полицентрической. В итоге переходный тип у *F. vesca* сочетает черты моно- или неявнополицентрических особей с неукоренившимися диаспорами на столонах (рис. 5А).

Такой же тип биоморфы наблюдали и у особей *P. lanceolata*, произрастающих на склонах с нестабильным субстратом. Взрослые растения

P. lanceolata семенного происхождения имели выраженный центр сосредоточения биомассы, т.е. они принадлежат к моноцентрической биоморфе. На многочисленных придаточных корнях, занимающих в пространстве векторное положение, по всей их длине неравномерно закладывались adventивные почки, которые развивались в дочерние розеточные побеги. Следует отметить, что молодые диаспоры были представлены тронувшейся в рост почкой без собственной корневой системы, потому такая многорозеточная особь уже не является моноцентрической, но еще и не стала поликентрической. Несмотря на то, что корневая система еще не сформирована, мы счи-

таем, что надземная биомасса с почками возобновления оказывает влияние на среду. Поэтому такой тип биоморфы вполне справедливо назвать переходным (рис. 5 Б). При вегетативном размножении (механический разрыв коммуникаций или их перегнивание) судьба отделившихся рамет может складываться по-разному. Неукоренившиеся раметы с небольшим участком придаточного корня могут погибнуть или образовать собственную корневую систему и далее функционировать как моноцентрические растения, а в случае сохранения связи диаспор с материнской особью и формирования собственной корневой системы – явнополицентрические.



Рис. 5. Переходный тип биоморф у особей *P. lanceolata* (А) и *F. vesca* (Б):
1 – материнский розеточный побег; 2 – короткое корневище; 3 – придаточный корень;
4 – дочерний розеточный побег

Сходный тип биоморфы наблюдается у корнеотпрысковых растений, например: щавелька малого (*Rumex acetosella* L.), осота огородного (*Sonchus oleraceus* L.), льнянки обыкновенной (*Linaria vulgaris* Mill.) и др. Растение может иметь переходный тип биоморфы короткий отрезок времени как, например, у наземно-столонообразующих или в определенном онтогенетическом состоянии – у длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений.

Продолжительность пребывания растений в той или иной биоморфе у разных видов будет индивидуальна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ материала выявил три типа биоморф у *F. vesca* (моноцентрический, неявнополицентрический и явнополицентрический) и два типа у *P. lanceolata* (моно- и неявнополицентрический). Изучение особенности размещения корней, побегов и почек возобновления и их укоренения в пределах особей на модельных видах подтвердили необходимость выделения переходного типа биоморф у наземно-столонообразующих и корнеотпрысковых растений. Следовательно, переход-

ный тип биоморф представлен исходным центром закрепления (моно- или неявнополицентрическим) с неукоренившимися диаспорами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бологова В.Л. Функциональные и динамические аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 21 с.
2. Гатцук Л.Е. Элементы структуры жизненных форм геммаксильярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 21 с.
3. Голубев В.Н. К онтогенезу корневищ кистекорневых растений // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 2. С. 248-253.
4. Жукова Л.А., Османова Г.О. Морфологическая пластичность подземных органов *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae L.) // Бот. журн. 1999. Т. 86, № 12. С. 80-86.
5. Коржинский С.И. Гетерогенез и эволюция (предварительное сообщение) // Изв. Имп. акад. наук. 1899. Т. X, № 3. С. 255-268.
6. Любименко В.Н. О спящих почках // Тр. С.-Петербург, о-ва естествоиспытат. Отд. Ботан. 1900. Т. 30, Вып. 3. С. 195-259.

7. *Лященко Н.И.* О спящих почках кустарников // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 7. С. 1039-1047.
8. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М; Л, 1950. Вып. 6. С. 7-204.
9. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1952. 391 с.
10. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М: Высш. шк., 1962. 378 с.
11. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А.* и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. 215 с.
12. *Таршис Г.И.* Подземные органы многолетних травянистых растений. Уч. пособие. Из-во. Свердл. гос. пед. ин-та, 1975. С. 132.
13. *Таршис Л.Г.* Структурное разнообразие подземных органов высших растений. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 196 с.
14. *Уранов А.А.* Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л. 1965. Т. 2. С. 251-254.
15. *Уранов А.А.* Возрастной состав фитоценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 17-29.
16. *Хохряков А.П.* Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. 1994. № 6. С. 36-41.
17. *Шивцова И.В.* Экологоморфологические особенности особей и организация популяций *Fragaria vesca* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 23 с.
18. *Шорина Н.И.* Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213-232.
19. *Hackel E.* Die natürlichen Pflanzenfamilien / A. Engler, K. Prantl. Gramineae. 1887. T. II. Abt 2.
20. *Warming E.* Über perenne gewachse // Bot. Centralblatt. 1884. Bd. 18, № 19. S. 16-22.

CHARACTERS OF BIOMORPHS FORMING OF SEVERAL HERBACEOUS PERENNIALS

©2011 G.O. Osmanova, I.V. Shvitsova

Mari State University, Yioshkar-Ola

Different types of biomorphes for several perennials growing in different ecological conditions are described using comparative morphological analysis. It is noted that biomorph's type of *Fragaria vesca* L. can change not only during ontogeny but at vegetative period also. Type of biomorph of *Plantago lanceolata* L. is defines by life form and site characteristics.

Keywords: *Fragaria vesca*, *Plantago lanceolata*, life form, biomorphes, monocentric, latency polycentric, evidently polycentric, acentric, transition