



УДК 581.4;581.8

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RORIPPA* SCOROLI (CRUCIFERAE) В УСЛОВИЯХ ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

СВЕТЛАНА ШАБАЛКИНА

Аннотация. В онтогенезе *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *R. palustris* (L.) Bess. и *R. хanceps* (Wahlenb.) Reichenb. описаны латентный, прегенеративный и генеративный периоды. Пропуск растениями постегенеративного периода, ряда онтогенетических состояний демонстрирует динамическую поливариантность индивидуального развития, сочетание семенного и вегетативного размножения – поливариантность способов размножения и воспроизведения. Онтогенез особей *R. palustris* соответствует А-типу, *R. amphibia* и *R. хanceps* – Г-типу, а *R. хanceps* – Д-типу.

Ключевые слова: *Rorippa*, жизненная форма, онтогенез, онтогенетическое состояние, рамета, генета, поливариантность развития

Вятский государственный гуманитарный университет, естественно-географический факультет, кафедра биологии, ул. Ленина 198, г. Киров, 610007, Россия; botany@vshu.kirov.ru

Введение

С момента становления в середине XX века и дальнейшего развития популяционно-онтогенетического направления в ботанике, сформированного благодаря объединению морфологического и популяционного подходов (Работнов 1950; Серебряков 1962; Уранов 1975), с разной степенью детальности изучен онтогенез у 1000 видов сосудистых растений (Жукова и Ведерникова 2007). Некоторые данные об индивидуальном развитии модельных видов рода *Rorippa* Scopoli описаны нами ранее (Шабалкина 2010, 2012; Шабалкина и Савиных 2013). В этом сообщении в сравнительном плане по биоморфологическим признакам и с учетом биометрических данных, в соответствии с принципами концепции дискретного описания, охарактеризован онтогенез генет и рамет *Rorippa amphibia* (L.) Bess. – жерушника земноводного, *R. palustris* (L.) Bess. – жерушника болотного и *R. хanceps* (Wahlenb.) Reichenb. – жерушника обоюдоострого разных биоморф.

Материалы и методы исследований

Онтогенез у модельных видов изучали в 2006-2012 гг. в ценопопуляциях, расположенных в старичных озёрах, на песчаных пляжах и заливных лугах правобережной поймы р. Вятки в подзоне южной тайги на территории Кировской области. Дополнительные данные по *R. amphibia* получены в результате полевых выездов в окрестности п. Борок Ярославской области, во время которых исследованы ценопопуляции, находящиеся на левом и правом берегах р. Ильда, левом берегу р. Корожечна. Часть особей *R. palustris* для изучения отобрана в агроценозах.

Для выделения и описания маркерных признаков онтогенетических состояний растения исследовали с апреля по октябрь каждые 10-15 дней с использованием классических сравнительно-морфологических и онтоморфогенетических методов. Часть особей или парциальных образований (не менее 10) при каждом посещении изымали для анализа и фиксации. Ряд параметров: степень воздействия особи на среду обитания, тип морфологической

дизинтеграции, тип побега и его положение в пространстве, длительность жизни листьев – оценивали в полевых условиях на месте исследования.

Камеральная обработка включала описание побеговых и корневых систем особей. В надземной и/или водно-воздушной частях учитывали число, длину и диаметр побегов; число слагающих их метамеров; длину междоузлий; тип листьев вдоль побега: линейные размеры и степень расчленения; степень ветвления; строение пазушных структур; особенности синфлоресценции. При характеристике подземных частей оценивали тип и размеры корневой или побеговой систем; число, цвет придаточных корней, время их образования; наличие и число почек возобновления и/или придаточных на корнях у *R. хanceps*. С учётом вышеуказанных признаков особи распределяли по возрастным группам. Из-за высокой вегетативной подвижности, а также морфологической дезинтеграции (за исключением однолетников) абсолютный возраст удавалось определить не у всех. Детали структурной организации уточнены и дополнены по образцам (не менее 1000) в гербариях SYKO, LE, MOSP, IBIW, YOLA.

При описании онтогенеза использовали методики Т.А. РАБОТНОВА (1950) с учётом последующих дополнений (Уранов 1975; Воронцова и Серебрякова 1976; Жукова 1995). Полученные данные соотнесены с учением о поливариантности развития растений (ВОСКРЕСЕНСКАЯ 2006; Савиных и Бобров 2008).

Результаты и их обсуждение

Продолжительность жизни особей, воспроизведение и размножение, становление биоморфы *R. amphibia* определяются уровнем воды в течение вегетационного сезона. В водоёмах с изменяющимся уровнем воды *R. amphibia* существует как: 1) поликарпический вегетативно-подвижный малолетник вегетативного побегового происхождения с ранней полной специализированной

морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит или гелофит – типичен; далее – побеговый малолетник (Рис. 1 Б 2 g₁); 2) поликарпический вегетативно-слабо подвижный моноцентрический замещающий малолетник; гемикриптофит или гелофит; далее – замещающий малолетник (Рис. 1 Б g₂). В области уреза воды – поликарпический вегетативно-подвижный корнеотпрысковый малолетник с ранней полной морфологической дезинтеграцией, гемикриптофит (встречается редко); далее – корнеотпрысковый малолетник. При неизменном уровне воды на глубине по наблюдениям В. Г. Папченкова (2001) особи существуют в виде моноцентрического двулетника-монокарпика (Рис. 1 Б 1 g₁).

Несмотря на то, что *R. хanceps* и *R. palustris* занимают средние уровни береговой зоны затопления (Папченков 2001, 2003), у каждого вида имеются свои особенности.

R. palustris на песчаных пляжах вдоль рек распространён как яровой или озимый вегетативно-неподвижный моноцентрический стержнекорневой монокарпик (Рис. 1 А). В агроценозах и на богатых субстратах естественных ценозозон – корнеотпрысковый явнополицентрический геофит.

У особей *R. хanceps* в местах с лёгким и подвижным периодически резко затопляемым и быстро обсыхающим субстратом (песчаные пляжи) и в агроценозах образуется много корневых отпрысков в составе сложных индивидов – поликарпических вегетативно-подвижных явнополицентрических растений. В результате партикуляции исходной особи образуется диффузный клон из материнского растения и корнеотпрысковых малолетников. На влажных лугах, по обочинам дорог с более плотным субстратом без резких перепадов влажности *R. хanceps* существует как: 1) поликарпический вегетативно-подвижный явнополицентрический первично (или вторично) стержнекорневой или каудексовый корнеотпрысковый многолетник с нормальной полной специализированной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит;

2) поликарпический вегетивно-неподвижный моноцентрический первично (или вторично) стержнекорневой или каудексовый многолетник; гемикриптофит (Рис. 1 В). Последнюю биоморфу можно рассматривать как фенобиоморфу: от каудикла разрастаются придаточные корни с корневыми отпрысками, и растение снова становится явнополицентрическим.

В онтогенезе особей модельных видов выделено 3 периода (Рис. 1). Всем видам свойственна высокая семенная репродукция, но семенное возобновление у *R. amphibia* и *R. хanceps* подавлено. Семена овально-сдавленные, с небольшим носиком, без эндосперма. До половины длины семени проходит широкая и глубокая бороздка, разделяющая семя на две половины, образуя у основания два зубчика. У *R. palustris* они крупнее (0,5-0,75×0,4-0,5 мм), в отличие от других – с мелко точечно бугорчатой поверхностью семенной кожуры, а у *R. хanceps* меньше (0,4-0,7×0,4 мм), могут отсутствовать зубцы при делении бороздкой. Зародыш имеет согнутую форму, семядоли сложены вместе вдоль продольной оси. Покой семян эндогенный, обусловлен свойствами зародыша и физиологическим состоянием (Николаева и др. 1985).

Прегенеративные особи имеют розеточный вегетативный побег (Рис. 1). У *R. palustris* монокарпика он всегда первичный; у двух других видов – при семенном воспроизведении – первичный, при вегетативном – вторичный. Длительность этой фазы различна: от 25-40 дней у ярового монокарпика (*R. palustris*) до 10 месяцев у озимого монокарпика (*R. palustris*) и до 10-24 месяцев у малолетников вегетативного происхождения (*R. amphibia* и *R. хanceps*). В двух последних случаях всегда есть фаза относительного покоя. Особи *R. хanceps* к концу прегенеративного периода становятся явнополицентрическими в виде куртины (Рис. 1 В).

Во время цветения и плодоношения особи модельных видов различны. Двулетники-монокарпика *R. amphibia* при неизменном

уровне воды и *R. palustris* на пляжах имеют вид побега с различной степенью ветвления или синфлоресценции (*R. palustris*).

В водоёмах с изменяющимся уровнем воды у *R. amphibia* на основе лежащего полурозеточного монокарпического побега формируется явнополицентрическое растение с укореняющимися боковыми вегетативными розеточными побегами. После морфологической дезинтеграции образуется диффузный клон из материнского и дочерних вторичных моноцентрических растений. Последние проходят жизненный цикл подобно материнскому растению (Рис. 1 Б 1, 2). Онтогенез семенной особи неполный, заканчивается морфологической дезинтеграцией после первого цветения, продолжается в ряду вегетативно возникших также монокарпических растений и определяет поликарпичность вида в целом.

У некоторых исходных генеративных особей *R. amphibia* базальный участок побега сохраняется; из его почек возобновления образуются побеги замещения с формированием симподия-монохазия (Рис. 1 Б 2 г₂). Поэтому особи развиваются с циклическим чередованием моноцентрической и явнополицентрической биоморф.

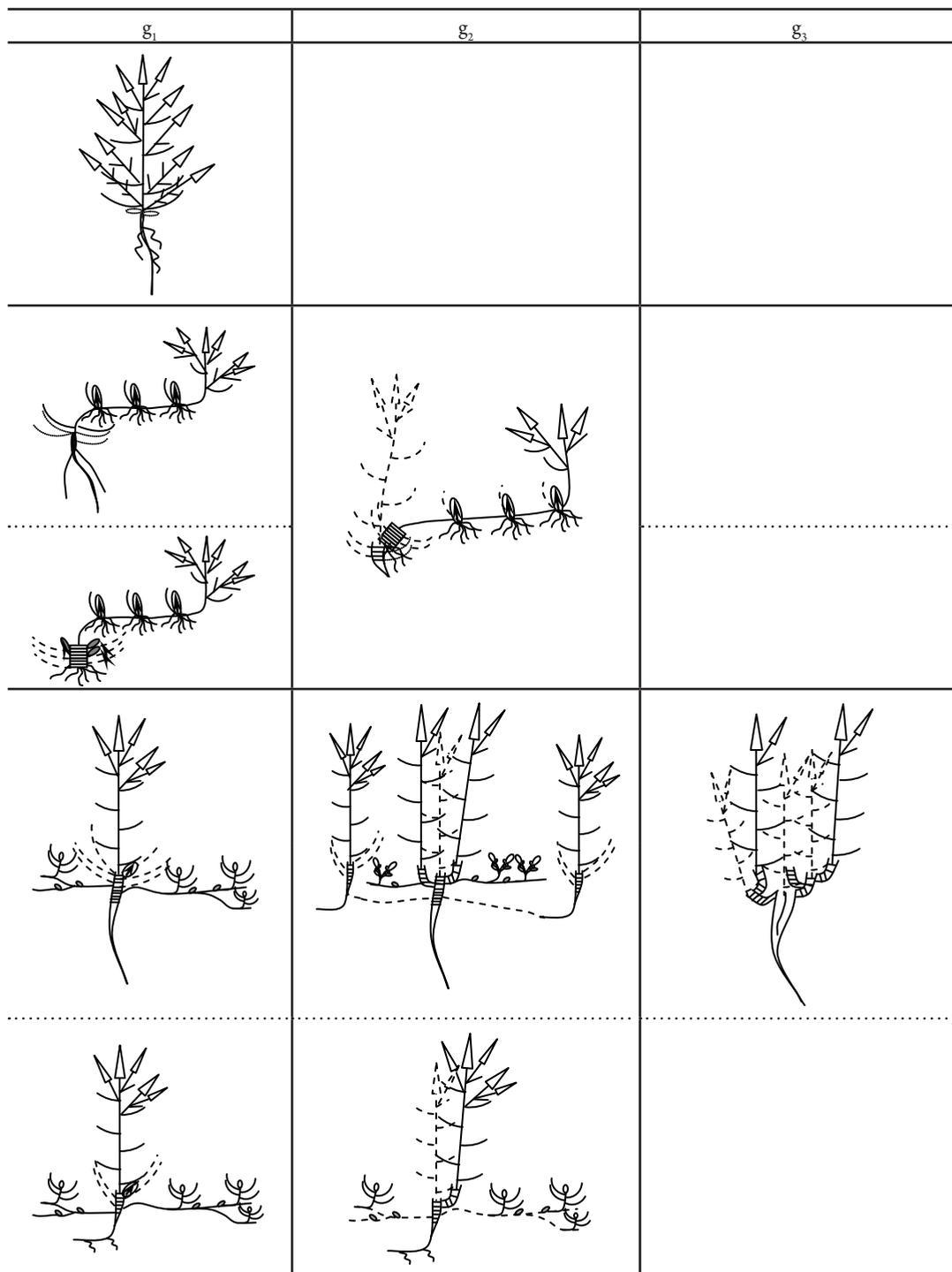
В генеративном периоде фаза куртины у *R. хanceps* сменяется диффузным клоном из первичного центра в виде вегетивно-генеративного полурозеточного побега в надземной части и дочерних образований – корнеотпрысковых растений с вегетативными розеточными побегами. Клонисты ведут себя по-разному. Из почек возобновления в розеточной части первичного монокарпического побега образуется один, реже несколько побегов замещения, а также новые придаточные корни с адвентивными почками и дочерними особями из них. В результате растение снова становится явнополицентрическим, но с другим строением исходного центра: при однократном перевершинивании – в виде «главной оси», при многократном – каудекса.

У одних дочерних особей (вторичное моноцентрическое растение) образуется вторичная стержневая корневая система,

Рис. 1. Онтогенез модельных видов: у монокарпика *R. palustris* (А), генеты у *R. amphibia* (Б, 1) и *R. xanceps* (В, 1); раметы у *R. amphibia* (Б, 2) и *R. xanceps* (В, 2, 3); se – семя; онтогенетические состояния особей прегенеративного периода (p, j, im, v), генеративного периода (g, g₂, g₃); листья: 4 – овальный, 5 – лировидный, 6 – перисто-рассечённый в базальной части побега, 7 – ланцетный; 8 – округлый; 9 – придаточная почка.

	se	p	j	im	v
<i>Rorippa palustris</i> А					
<i>Rorippa amphibia</i> Б			1 		
			2 		
<i>Rorippa xanceps</i> В	- 4 - 5 - 6 - 7 - 8 - 9		1 		
			2 		
			3 		

Fig. 1. Ontogeny of model species: in monocarpic *R. palustris* (A), genet in *R. amphibia* (Б, 1) and *R. xanceps* (Б, 1); ramet in *R. amphibia* (Б, 2) and *R. xanceps* (Б, 2, 3); **se** – seed; ontogenetic states of individuals of pregenerative period (**p, j, im, v**), as well as of generative period (**g₁, g₂, g₃**); leaves: 4 – oval, 5 – lyrate, 6 – pinnatisect in the basal part of the shoot, 7 – lanceolate, 8 – roundish; 9 – adventitious buds.



онтогенез подобен выше описанному (Рис. 1 В 2). У других – без вторичной стержневой корневой системы – онтогенез короче, заканчивается в раннем или зрелом генеративном состоянии (Рис. 1 В 3). Вторичный центр этих особей в виде полурозеточного вегетативно-генеративного побега сменяется иногда только симподиом-монохазием (Рис. 1 В 3 г₂). В результате у *R. хanceps* также, как у *R. amphibia*, реализуется тенденция к монокарпичности. Благодаря более длительному существованию первичного центра особи надолго закрепляется изначально занятое пространство, а из-за неоднократного образования придаточных корней с адвентивными почками и морфологической дезинтеграции – вторичное освоение этой территории и пролонгация в онтогенезе особи, но по-другому, чем у *R. amphibia*. У особей *R. хanceps* на песчаных пляжах онтогенез осуществляется в ряду поколений корнеотпрысковых малолетников.

Заключение

Таким образом, онтогенезы особей модельных видов по классификации Л.А. Жуковой (1995) относятся к 3 типам:

– А-тип – вся программа завершается в жизни одной особи при отсутствии вегетативного размножения и постгенеративного периода у *R. palustris* – монокарпика;

– Г-тип у поликарпических побеговых и корнеотпрысковых малолетников с побегами замещения (*R. amphibia* и *R. хanceps*), т. е. онтогенез семенной особи неполный, продолжается в ряду вегетативно возникших особей, омоложенных до ювенильного онтогенетического состояния;

– Д-тип у корнеотпрыскового малолетника без побегов замещения *R. хanceps* на песчаных пляжах, осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения.

В индивидуальном развитии прослеживаются следующие тенденции: сокращение прегенеративного периода; переход от поликарпичности к

монокарпичности особей, от многолетников к однолетникам-монокарпикам и монокарпикам вегетативного происхождения; поливариантность способов размножения в виде сочетания семенного и вегетативного (у *R. amphibia* и *R. хanceps*) способов поддержания цепопуляций; пролонгация онтогенеза путем морфологической дезинтеграции – специализированная ранняя или нормальная (*R. amphibia* и *R. хanceps*) и неспециализированная поздняя (*R. хanceps*); акселерация в онтогенезе первичных (*R. palustris*) и вторичных (*R. хanceps*) особей; динамическая поливариантность развития в виде пропуска отдельных онтогенетических состояний.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 13-04-01057).

Цитируемые источники

- Воронцова А.И., Серебрякова Т.И. (ред.) 1976.** Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). Наука, Москва.
- Воскресенская О.А. (ред.) 2006.** Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: науч. издание. Мар. Гос. Ун-т, Йошкар-Ола.
- Жукова Л.А., Ведерникова О.П. 2007.** Введение. В кн.: Жукова Л.А. (ред.), Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. V: 3–7. МарГУ, Йошкар-Ола.
- Жукова Л.А. 1995.** Популяционная жизнь луговых растений. РИИК «Ланар», Йошкар-Ола.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985.** Справочник по проращиванию покоящихся семян. Наука, Ленинград.
- Папченков В.Г. 2001.** Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. ЦМП МУБиНТ, Ярославль.
- Папченков В.Г. 2003.** О классификации растений водоёмов и водотоков. *Гидробиотаника: методология и методы (мат-лы Школы по гидробиотанике, Борок, 8-12 апреля 2003 г.)*: 23–26.
- Работнов Т.А. 1950.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Труды БИН АН СССР* 3 (6): 77–204.
- Савиных Н.П., Бобров Ю.А. (ред.) 2008.** Современные подходы к описанию структуры растений. Лобань, Киров.

- СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1962.** Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. Высшая школа, Москва.
- УРАНОВ А.А. 1975.** Возрастной спектр фитопопуляций как волновая функция времени и энергетических волновых процессов. *Биол. науки* **2**: 7–35.
- ШАБАЛКИНА С.В. 2012.** К вопросу об онтогенезе *Rorippa amphibia* (L.) Bess. (Cruciferae). *Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий (мат-лы Всероссийской конф. с междунар. участием, Екатеринбург, 28 мая – 1 июня 2012 г.)*: 140–142.
- ШАБАЛКИНА С.В., САВИНЫХ Н.П. 2013.** Особенности онтогенеза *Rorippa xanceps* (сем. Cruciferae) в подзоне южной тайги. *Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология»* **31 (23)**: 143–155.
- ШАБАЛКИНА С.В. 2010.** О жизненных формах *Rorippa palustris* (L.) Bess. *Биологические типы Христана Раункиера и современная ботаника. Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера (мат-лы Всероссийской науч. конф., Киров, 1-3 апреля 2010 г.)*: 283–288.

ONTOGENESIS PECULIARITIES SPECIES OF GENUS RORIPPA SCOPOLI (CRUCIFERAE) IN THE SUBZONE OF THE SOUTHERN TAIGA

SVETLANA SHABALKINA

Abstract. Latent, pregenerative and generative periods in the ontogeny of *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *R. palustris* (L.) Bess. and *R. xanceps* (Wahlenb.) Reichenb. were described. Skipping of a postgenerative stage, and some of ontogenetic states demonstrates the dynamic multiplicity of individual development; while the combination of seed and vegetative reproductions – multiplicity of the ways of reproduction and generation. The ontogeny of *R. palustris* individuals corresponds to A-type, *R. amphibia* and *R. xanceps* – to G-type, and *R. xanceps* – to D-type.

Key words: *Rorippa*, life form, ontogeny, ontogenetic states, ramet, genet; multiplicity of development

Vyatka State University of Humanities, Natural Geography Faculty, Department of Biology, Lenin str. 198, 610007 Kirov, Russia; botany@vshu.kirov.ru