

УДК 581.4

**Эколого-морфологическая пластичность зверобоя продырявленного
Hypericum perforatum (L.), выявленная в разных типах
растительности Республики Татарстан**

Дубровная С.А., Казанчикова Л.М.

Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет

Экологические условия растительного сообщества определяют пространственное расположение побегов зверобоя продырявленного, что способствует формированию морфологической изменчивости и разнообразию жизненных форм. Полукустарниковая, корнеотпрысковая жизненная форма была обнаружена на лугу в условиях высокой освещенности, наземнополегающая длиннокорневищная и наземноползучая длиннокорневищная в светлом лесу. Выявленная лабильность побегообразования обеспечивает виду способность длительного удержания занятой территории, что позволяет ему существовать в разных типах растительности, систематически повторяющихся на конкретном участке пространства.

Морфологическая изменчивость, архитектурная модель, жизненная форма

**Ekologo-morphological plasticity *Hypericum perforatum* (L.), revealed in
different types of vegetation of Republic Tatarstan**

Dubrovnaya Svetlana Alekseevna, Kazanchikova Liliya Maratovna

Ecological conditions of vegetative community define a spatial arrangement of runaways зверобоя made a hole that promotes formation of morphological variability and a variety of life forms. Полукустарниковая the life form capable to formation корнеотпрысковых runaways develops on a meadow in the conditions of high light exposure, длиннокорневищная in light wood. Morphological variability provides to a kind ability of long deduction of the occupied territory that allows it to exist in the different types of the vegetation regularly repeating on the given site of space.

Morphological variability, architectural model, the life form

Существование растительных организмов определяется с одной стороны внешними факторами, интенсивность воздействия которых определяет саму возможность протекания основополагающих физиологических процессов, с

другой стороны способностью организмов противостоять внешним воздействиям. Изучение механизмов адаптации расширяет наши представления о жизнеспособности вида, его возможности к длительному и успешному существованию в составе растительного сообщества. Особый интерес представляют многолетние травянистые растения, поскольку их длительно функционирующие меристематические ткани постоянно испытывают на себе воздействие внешних факторов, что в итоге отражается на процессе побегообразования. Изменение динамики роста особей, уменьшение или увеличение числа метамеров, качественные перестройки анатомо-морфологических структур надземных и подземных частей растений являются важной составляющей адаптации вида к новым условиям обитания. При этом любые проявления морфологической адаптации связаны с включениями множества клеточных и межклеточных систем регуляции (гормональной, трофической, электрофизической и пр.), что позволяет рассматривать морфологическую адаптацию в качестве «конечного продукта» физиологической адаптации. Специфика протекания в клетках метаболических процессов определяет характер роста и развития растений, что непосредственно отражается на внешнем облике растений, формирующейся жизненной форме.

Большое значение при формировании жизненных форм растений имеет пространственное расположение побегов, образованных в процессе индивидуального роста растений [1]. Как отмечал И.Г. Серебряков [2], направление роста побегов является одним из действенных

приспособительных средств растительного организма в неблагоприятных условиях жизни, одним из путей к образованию своеобразных жизненных форм. В свою очередь, размещение в пространстве вегетативных органов растений регулируется рядом экологических факторов в частности освещенностью, температурой почвы, влажностью и пр.

Цель исследований: Изучить влияние внешних факторов на изменчивость жизненной формы зверобоя продырявленного, определить адаптивную значимость морфологической пластичности для устойчивого существования вида в сообществе.

Материал и методика

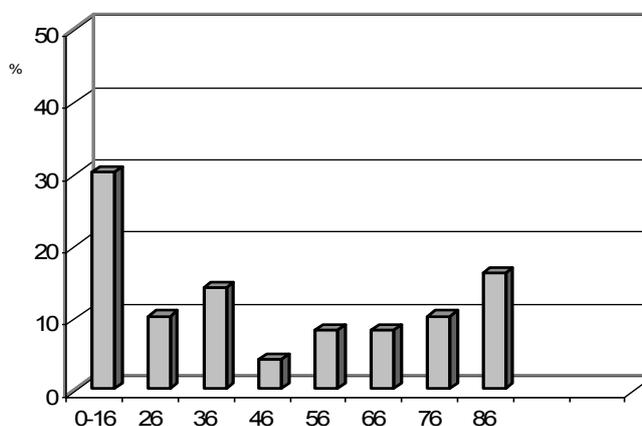
Объектом исследований являлся евроазиатский вид – зверобой продырявленный *Hypericum perforatum* (L.), обладающий широким диапазоном толерантности. По шкале освещенности, увлажнения почв, солевого богатства, температурной шкале – *H. perforatum* является мезовалентным видом, по шкале кислотности почв, богатства почв азотом – эврибионтным видом. В разных условиях произрастания зверобой способен формировать факультативно-корневищно-стержневую, факультативно-корнеотпрысковую жизненную форму [3]. В пределах Республики Татарстан зверобой продырявленный распространен повсеместно, встречается на лугах, полянах, лесных опушках, в зарослях кустарников [4].

Характеристика местообитания

Исследования проводились в Зеленодольском районе РТ. Были заложены пробные площади (ПП), в пределах которых проводили описания растительных сообществ и определение морфологической изменчивости особей зверобоя.

ПП 1. Суходольный луг. По классификации типов лугов РТ, с учетом местоположения [5: 313-320], он определялся как полевице-мятликовый разнотравный луг по пологим склонам водоразделов и по водораздельным плато. Увлажнение за счет атмосферных осадков, почвы серые лесные.

ПП 2. Молодые посадки ели. На момент наблюдений календарный возраст ели европейской не превышал 6 лет. В результате отсутствия лесокультурных приемов ухода, произошло зарастание посадок лиственными видами деревьями. Первый ярус не выражен. Сохранились редкие приспевающие экземпляры *Quercus robur*. Ярус подлеска представлен *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Tilia cordata*. Почвы серые лесные, увлажнение за счет атмосферных осадков.



Классы освещенности $L \times 10^2$

Рис. 1. Распределение освещенности в условиях лесного сообщества

В эколого-ценотическом спектре видов травяно-кустарничкового яруса преобладали растения суходольных лугов и растения черноольшанниковой эколого-ценотической группы.

Методы исследования

Для выявления количественных и качественных различий зверобоя продырявленного выкапывали до 30 особей средневозрастного генеративного состояния в изучаемых сообществах. Учитывали следующие показатели; высоту растений, площадь листовой пластинки, количество метамеров, количество генеративных побегов (цветков), количество ассимиляционных побегов, наличие корнеотпрысковых побегов. Статистическую обработку данных проводили путем использования программы *Statistica 5.1*. Для проверки гипотезы о равенстве генеральных средних двух независимых, несвязанных выборок был использован *t* – критерий Манна-Уитни.

В работе использованы стандартные обозначения уровня значимости:

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

Результаты исследования

Проведенные исследования показали, что у зверобоя продырявленного, формируются три типа побегов; побеги возобновления, корнеотпрысковые побеги, а также боковые побеги, которые по морфологическим критериям существенно отличались от типичных побегов возобновления - они меньшего диаметра, тонкие, несут чешуевидные листья. Образовывались они в основании побега возобновления, а также из спящих почек многолетних корневищ. Подобные побеги характерны разным видам и обозначаются как боковые [6], симподиальные столоны [7]. Мы использовали термин «боковые-резервные побеги», учитывая морфологические и функциональные особенности побегов, а именно:

1. Стебли побегов тонкие, с удлинёнными междоузлиями, с чешуевидными листьями, которые в условиях высокой освещённости при ортотропном росте стебля развивались как типичные зелёные.

2. Развивались на многолетней части корневища, в области корневой шейки, в основании побегов возобновления, закладывались в узлах и междоузлиях.

3. При плагиотропном положении в пространстве образовывали систему придаточных корней, реализовывались в эпигеогенные многолетние корневища.

В условиях высокой освещённости у растений зверобоя в течение сезона одновременно развивались 1, реже 2 побега возобновления, на которых в большом количестве образовывались боковые-резервные побеги. Они в условиях повышенной освещённости занимали ортотропное положение и функционировали как типичные побеги обогащения, формируя зелёные, ассимилирующие листья. В результате увеличивалась биомасса надземной части растения - общее количество надземных побегов возрастало до 8 [рис. 2]. Побег возобновления выполнял генеративную функцию, поскольку большая часть почек элементарных метамеров, образованных в результате работы апикальной меристемы, реализовывалась в генеративные побеги.

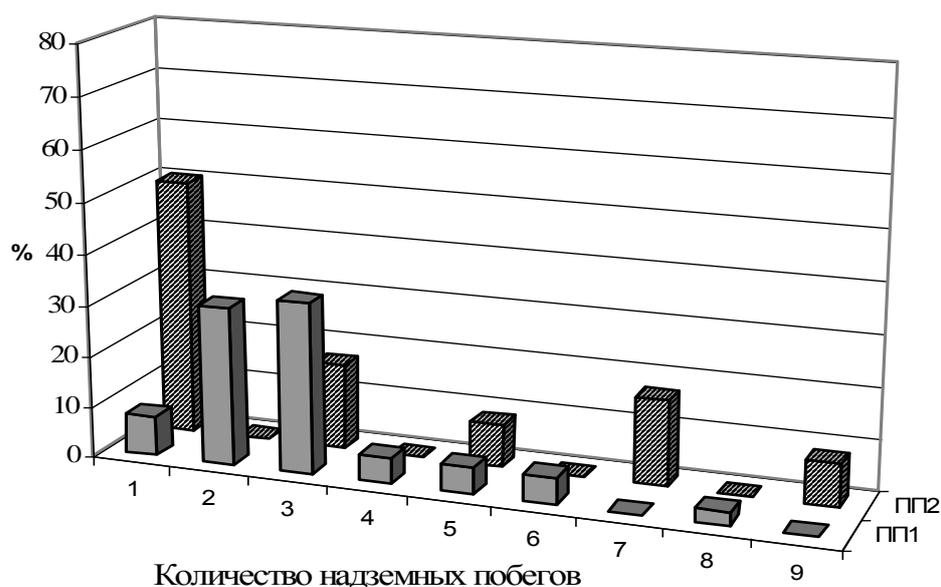


Рис. 2. Распределение растений *H. perforatum* по числу надземных побегов (возобновления и обогащения)

Генеративные побеги (цветки) формировались на скелетном побеге, развитие которого происходило из почки, подвергшейся воздействию низких отрицательных температур. Боковые-резервные побеги развивали только вегетативные органы. Интенсивность развития надземной биомассы и генеративных органов определялась особенностью эколого-ценотических условий сообщества [табл. 1].

В зимний период основная часть скелетного побега погибает. Жизнеспособной сохранялось основание побега, где весной следующего года отмечали разворачивание новых побегов возобновления и боковых-резервных побегов.

Таблица 1

Сводная таблица по статистическому анализу данных

Признак	Местообитание	Среднее арифметическое и ошибка среднего	Min	Max	t – критерий Манна-Уитни
Высота растений	Суходольный луг	46,1±1,81***	31	75	2,100
	Посадки ели	57,1±3,59	33,5	76	
Количество цветков	Суходольный луг	57,3±9,87***	8	252	2,073
	Посадки ели	22,9±4,61	2	55	
Количество надземных побегов	Суходольный луг	3,4±0,30	1	8	2,144
	Посадки ели	3,3±0,85	1	9	
Площадь листовой пластинки	Суходольный луг	0,9±0,07**	0,24	1,8	2,131
	Посадки ели	2,7±0,47	0,65	5,44	
Количество мемеров	Суходольный луг	17,8±0,96***	8	36	2,021
	Посадки ели	24±0,78	20	28	

* P<0,05; ** P<0, 01; *** P<0, 001

Анатомо–морфологический анализ показал, что у особей зверобоя, произраставших на лугу, основание побега возобновления представляло собой многолетнюю часть – образовывались вторичные покровные ткани, насчитывалось до 4 годичных колец, что свидетельствовало о формировании полукустарниковой жизненной формы [рис. 3].

Формирование у зверобоя в условиях суходольных лугов полукустарниковой жизненной формы обеспечивало длительное и прочное удержание освоенной территории, вегетативное размножение. До 12% всех



Рис. 3. Полукустарниковая жизненная форма *H. perforatum*.

исследованных растений на лугу образовывали корнеотпрысковые побеги. Проростки и молодые особи семенного происхождения в условиях сложенных суходольных сообществ нами обнаружены не были. Вероятно, одним из факторов, лимитирующим прорастание семян, являлась высокая конкуренция среди растений травянистого яруса. В условиях же эксперимента – при нарушении целостности травянистого яруса проростки в большом количестве появлялись на протяжении всего сезона.

Заращение суходольных лугов ведет к возникновению мелколиственных лесов. В этих условиях формировались высокие растения зверобоя, что связано с длительной работой апикальной меристемы. В течение сезона, количество образованных метамеров значительно больше, чем у растений зверобоя, произраставших в условиях открытых пространств. В условиях низкой освещенности отмечалось плагиотропное положение

побегов возобновления и боковых-резервных побегов. Ортотропное положение сохраняла незначительная часть верхушки побега возобновления, где формировались генеративные органы. Однако, степень реализации генеративной сферы существенно ниже, чем у растений, произраставших на лугу [табл. 1]. Сохранение меристематической ткани в верхней части не цветущих побегов обеспечивало при полегании побега образование придаточных корней и укоренение побегов. В результате у зверобоя формировалась наземнополегающая длиннокорневищная жизненная форма [рис. 4].

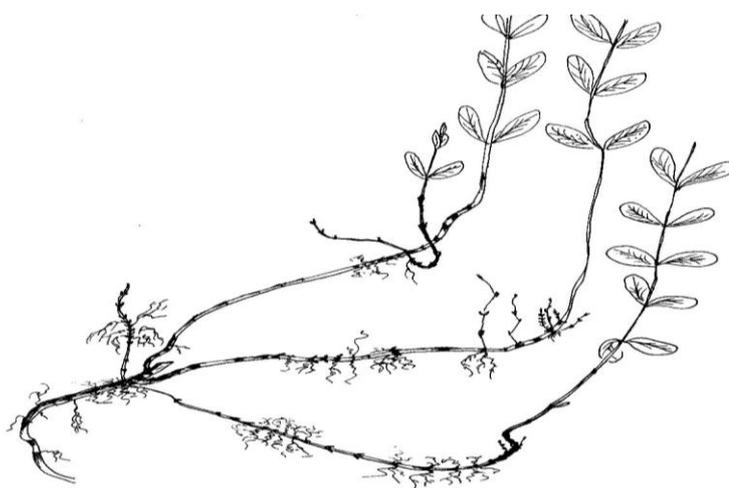


Рис. 4. Наземнополегающая длиннокорневищная жизненная форма
H. perforatum

В следующем сезоне побег возобновления развивался из верхушечной или наиболее близко к ней расположенной боковой почки. При одновременном развитии нескольких побегов возобновления, генеративные органы развивались, как правило, только на одном побеге, другие оставались вегетативными. У отдельных растений на корневище одновременно с

побегом возобновления развивались и боковые-резервные побеги, способные к укоренению. На отдельных особях общее количество побегов возрастало до 9 [рис. 2]. Способность к вегетативному размножению определяет длительность существования зверобоя при затруднении полового размножения.

При формировании наземноползучей длиннокорневищной жизненной формы, образование боковых-резервных побегов осуществлялось так же и из спящих почек корневищ, календарный возраст которых составлял более пяти лет. Характерной особенностью боковых-резервных побегов является пластичность их морфологической структуры. При моноподиальном нарастании они способны несколько лет сохранять свойственную им морфологическую структуру (тонкие побеги с чешуевидными листьями), располагались на уровне почвы, где они формировали придаточную корневую систему. Со временем имел место переход моноподиального нарастания побега к ортотропному росту. Из общего числа образовавшихся в течение сезона боковых - резервных побегов 34% разворачивались из спящих почек. Роль боковых-резервных побегов не сводится только к обеспечению вегетативного размножения зверобоя. Боковые-резервные побеги аналогичны моноцентрическим квазисинильным особям. Они обеспечивают длительное и устойчивое существование вида в сообществе, функционируя на низком энергетическом уровне.

Заключение.

Проведенные исследования показали, что условия конкретного местообитания определяют особенность развития побеговых структур растения; характер их нарастания, расположение в пространстве. Это определяет не только изменчивость внешнего облика растений, но и стратегию поведения вида, которая отражает особенность выживания особей в сообществе, освоение новых территорий. В условиях повышенной инсоляции отмечается формирование полукустарниковой жизненной формы, где имеет место специализация побегов на вегетативные и генеративные. Это повышает эффективность семенного расселения. В условиях низкой освещенности образуется наземнополегающая длиннокорневищная и наземноползучая длиннокорневищная жизненная форма. Выявленная лабильность побегообразования обеспечивает виду способность длительного удержания занятой территории, что позволяет ему существовать в разных типах растительности, систематически повторяющихся на данном участке пространства.

Список литературы:

1. Марков М.В (мл.) Популяционная биология недотроги обыкновенной // Экология. – 1991. - № 1. – С. 17-26.
2. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение /Полевая геоботаника. - М.; Л., -1964. - Т. 3. - С. 164- 205.
3. Гонтарь Э.М., Курочкина Н.Ю. Возрастная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* (Clusiaceae) *Polemonium caeruleum* (Polemoniaceae) и *Primula macrocalyx* (Primulaceae) в Хакасии, на Алтае и в Восточном Казахстане // Растительные ресурсы. - 2005. - Вып. 2. - С. 17- 29.

4. Рогова Т.В., Прохоров В.Е., Фардеева М.Б., Шайхутдинова Г.А. Атлас сосудистых растений Татарстана. – Казань: «Идел-Пресс», - 2008. – 304 с.
5. Марков М.В. Избранные труды. – Казань: Изд-во КГУ, 2000. - 451 с.
6. Голубев Н.В. К морфолого-генетической характеристике ползучих растений //Бюлл. МОИП. Отд. Биол. – 1961. – Т. 66, вып. 47. – С. 53-65.
7. Савиных Н.П. Онтогенез вероники дубравной / Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, - 2004. – Т. 4. - С. 151- 160.

Фамилия, имя, отчество. Дубровная Светлана Алексеевна
Место работы (с адресом). Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет
Должность доцент кафедры ботаники и зоологии
Ученое звание, ученая степень к.б.н.
Рабочий телефон 292-09-44
Мобильный телефон (для редакции) 5202862
Персональный E-mail. o_v_i @ pochta. ru

Фамилия, имя, отчество Dubrovnaia Svetlana Alekseevna
Место работы (с адресом) Tatar state gumanite-pedagogical university (TSGPU). 420021, Kazan, street Mejlaka,1.
Должность. The senior teacher of chair of botany and ecological biotechnology of Natural-Geographic department
Ученое звание, ученая степень Candidate of biological sci.

Фамилия, имя, отчество. Казанчикова Лилия Маратовна
Место работы (с адресом). Татарский государственный гуманитарно-педагогический университет
Должность Аспирант кафедры анатомии и физиологии
Ученое звание, ученая степень
Рабочий телефон
Мобильный телефон (для редакции) 89178817840
Персональный E-mail.

Фамилия, имя, отчество. Kazanchikova Liliia Maratovna
Место работы (с адресом). Tatar state gumanite-pedagogical university (TSGPU). 420021, Kazan, street Mejlaka,1.
Должность The Post-graduate student of department of anatomy and physiology
Ученое звание, ученая степень
Рабочий телефон
Мобильный телефон (для редакции) 89178817840
Персональный E-mail