

АДАПТАЦИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ
ОСОБИ БУДРЫ ПЛЮЩЕВИДНОЙ (*GLECHOMA HEDERACEA* L.) В УСЛОВИЯХ МЕНЯЮЩИХСЯ
ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

В.И.Полуянова, кандидат биологических наук, доцент,
Н.В.Салахов, кандидат биологических наук, доцент Казанский Федеральный университет, Казань
(Россия)

Аннотация. Вегетативно-подвижные растения – наиболее приспособленная в большинстве естественных фитоценозах и играющая важную роль в природе группа растений. В развитии вегетативно-подвижного растения характерно единство и противопоставление трех взаимосвязанных аспектов: вегетативного развития, генеративного размножения и вегетативного размножения. Разрешение противоречий между ними носит приспособительный характер. Вегетативное возобновление и размножение у вегетативно-подвижных растений сочетается со способностью к вегетативной подвижности, которая позволяет растению отодвигать свое вегетативно-дочернее потомство от материнского организма. Экологический и фитоценотический тропизм плагиотропных побегов позволяет растениям (статистически) рационально «выбирать» места для закрепления вегетативно-дочерних особей. Повышенная влажность почвы способствует размножению надземными укореняющимися побегами, а также заложению почек возобновления в тканях органов вегетативного размножения. Фактор влажности почвы является одним из решающих в комплексе различных экологических факторов при формировании внутренней структуры ползучего побега. Специфичность структуры побеговой системы будры плющевидной в различных условиях имеет приспособительный характер как эволюционно закрепленная видовая особенность и как проявление пластичности растительного организма к меняющейся экологической обстановке. Вегетативное размножение связано с укоренением плагиотропных побегов, семенное – с формированием цветоносов в пазухах ортотропных побегов. Парциальные кусты остаются долго соединенными между собой коммуникационными участками плагиотропного побега. В условиях освоения нового субстрата при отсутствии конкуренции со стороны других видов растений будра плющевидная хорошо развивается и размножается в лучших условиях питания и увлажнения при полном освещении и рыхлости почвы.

Ключевые слова: будра плющевидная; вегетативное размножение; плагиотропный побег; анатомическое строение; влажность почвы.

Проблема изучения растительного покрова, выявления природных растительных ресурсов, их охраны и рационального использования является центральной в силу ее большого практического и теоретического значения. Одной из форм сохранения биологического разнообразия растений является их интродукция в ботанические сады, где имеются не только научные и производственные возможности, но и созданы генетические фонды местной и мировой флоры. Актуальность интродукционной работы заключается в том, что коллекции и экспозиции растений, разных эколого-географических зон создают экспериментальную базу для изучения эколого-биологических особенностей растений, их экологической пластичности и познания биоразнообразия растительного мира. Изучение эколого-биологических особенностей хозяйственно-ценных вегетативно-подвижных растений природной флоры Республики Татарстан – одно из направлений научной деятельности Ботанического сада Казанского Федерального университета [1-5].

Группа вегетативно-подвижных растений наиболее специфична, наименее изучена и наиболее трудна для исследования. Однако эта жизненная форма играет важную роль в сложении большинства фитоценозов и представляет большой интерес в практическом отношении, т.к. в нее входят многие кормовые, сорные, лекарственные и другие полезные или вредные растения. Поэтому без детального изучения аспектов жизнедеятельности вегетативно-подвижных растений невозможно рациональное использование луговых, лесных и других растительных сообществ в условиях все возрастающей антропогенной нагрузки. Кроме того, вегетативно-подвижные растения наиболее перспективны для стационарных наблюдений и экологических экспериментов благодаря постоянной обозримости (без нарушения) их вегетативно-подвижных побегов, динамики их роста и развития.

Специфичность структуры вегетативно-подвижных растений вызывает большой интерес у исследователей. Основным направлением некоторых работ является изучение механизмов

адаптации к локальным условиям произрастания [6-8], а также создание имитационных моделей пространственного развития ценопопуляций с позиций метамерного (модульного) строения растений [9-17].

Цель настоящего исследования: выявить адаптационные механизмы образования побеговой системы будры плющевидной (*Glechoma hederaceae* L.) в условиях эксперимента. Исследования проводились летом 2014 г. на территории ботанического сада КФУ. Объект исследования - будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L., сем. Lamiaceae), многолетнее, мезофильное, длиннопобеговое моноподиально нарастающее наземно-ползучее растение с укореняющимися четырехгранными плагиотропными побегами и приподнимающимися цветоносными побегами. Временами направление роста и положение в пространстве меняются: плагиотропный побег может некоторое время расти, приподнимаясь, но потом все равно полегает, иногда кончик растущего побега зарывается в субстрат, а потом снова выходит на поверхность. Плагиотропность роста побегов, плотно прижимающихся к субстрату, – необходимое условие для длиннопобеговых моноподиальных многолетних наземно-ползучих трав со вставочными соцветиями [18].

Будра плющевидная – лекарственное и декоративное растение. Она хорошо приживается и обладает высокой вегетативной подвижностью, прекрасно возобновляется, отличается долголетием. При соприкосновении междоузлий стебля с землей происходит укоренение. Будра плющевидная неприхотлива – это позволяет ей занимать берега рек, засушливые склоны и холмы, но лучше растет на рыхлых плодородных почвах с достаточным увлажнением [19]. В затененных участках сада будра незаменима как неприхотливая газонная трава. Она прекрасно устилает почву и не требует особенного ухода.

С целью выявить адаптационные механизмы формирования побеговой системы будры плющевидной и «реализации» наследственно закрепленных признаков в конкретных условиях протекания онтогенеза провели экспериментальные исследования. Опыт проводился в четырех вариантах: 1) свет+полив; 2) свет+удобрение; 3) тень+полив; 4) тень+удобрение.

В начале мая на среднесуглинистой почве были заложены опытные площадки 1x1 кв.м. Опыт проводился в трехкратной повторности. В центре каждой площадки в свежевскопанную почву посадили кусочки плагиотропного побега длиной 10 см. с почками и придаточными корнями, взятыми из чистой заросли будры плющевидной на окраине небольшого березняка. Через каждые 7 дней площадки 1 и 3 дополнительно увлажняли: 1 ведро воды на кв/м., на площадки 2 и 4 добавляли комплексное удобрение «Рост» (5 мл на 3 л воды). Все растения хорошо прижились. В условиях полного света при дополнительном поливе и питании происходило интенсивное овладение территории (табл.1, рис.1). В варианте 1 (свет+полив) повышенная влажность способствовала быстрому укоренению растущего плагиотропного побега (обычная реакция вегетативно-подвижного растения на влажность почвы). Листья с широкими листовыми пластинками покрывали занятую территорию сплошным ковром. В варианте 2 (свет+удобрение) почвопокровную функцию растение выполняло за счет образования большого количества ползучих побегов с длинными междоузлиями.

Очень сильное затенение подавляет образование плагиотропных побегов [20], что мы наблюдали в варианте 4 (тьень+удобрение), однако повышенная влажность почвы в варианте 2 (тьень+полив) позволила особи усилить процессы, ведущие к закреплению особи на данной территории, последующему перемещению и вегетативному размножению.

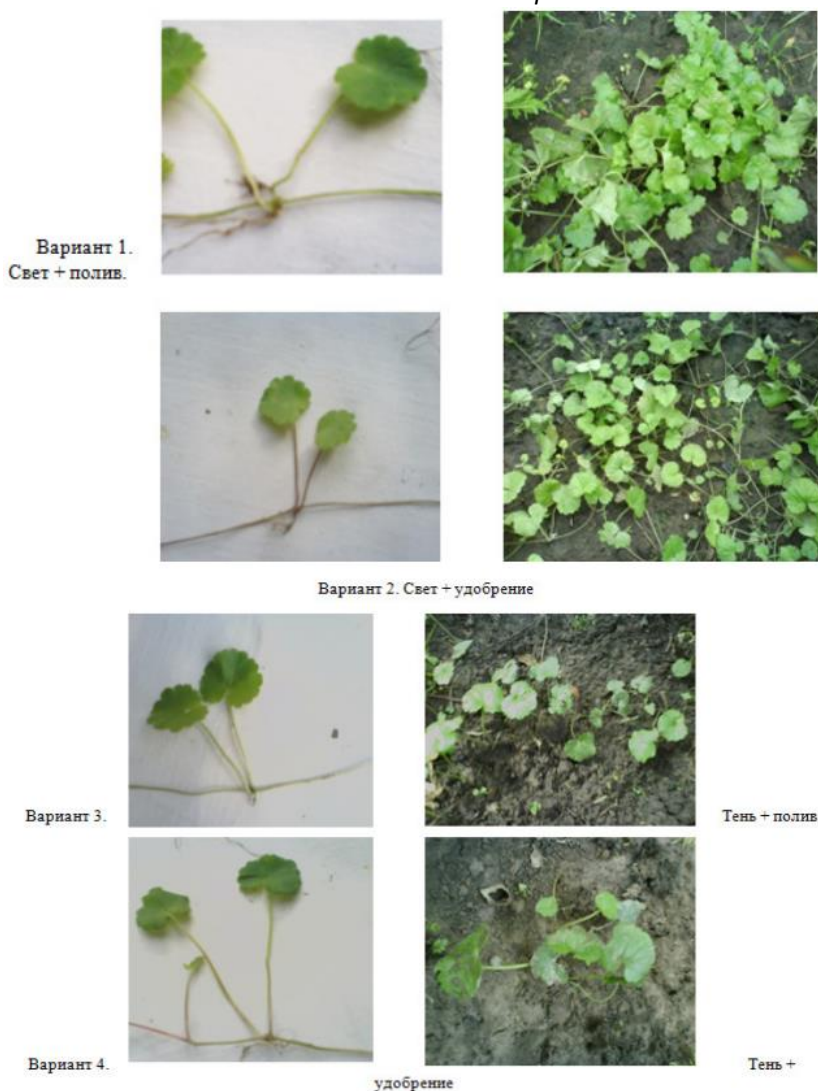
Таблица 1 Количественные показатели морфологических признаков особи будры плющевидной из различных вариантов опыта.

Показатели	Вариант 1 Свет + полив	Вариант 2 Свет + удобрения	Вариант 3 Тень + полив	Вариант 4 Тень + удобрения
Кол-во междоузлий	76	97	10	5
Длина побегов (см)	183	251	78	19

В условиях освоения нового субстрата при отсутствии конкуренции со стороны других видов растений будра плющевидная хорошо развивается и размножается в лучших условиях питания и увлажнения при полном освещении и рыхлости почвы.

Чтобы изучить внутреннюю структуру плагиотропного побега в различных вариантах опыта, в сентябре с каждой особи были взяты модельные образцы для анатомических исследований. Кусочки побегов длиной 5 см брались у точки роста и в срединной части наземно-ползучего побега этого года нарастания. В последующем было сделано по 10 срезов с каждого образца, произведены измерения площадей тканей. При выборе анатомических признаков особое внимание было уделено тем, которые интегрально характеризуют строение побега и являются функционально существенными. На наш взгляд, к таким признакам относятся общая площадь поперечного среза и степень выраженности площадей тканей: паренхимы первичной коры, сердцевинной паренхимы, проводяще –механического кольца и центральной воздушной полости. После изготовления поперечных срезов снимались количественные показатели. Весь материал был статистически обработан и сфотографирован.

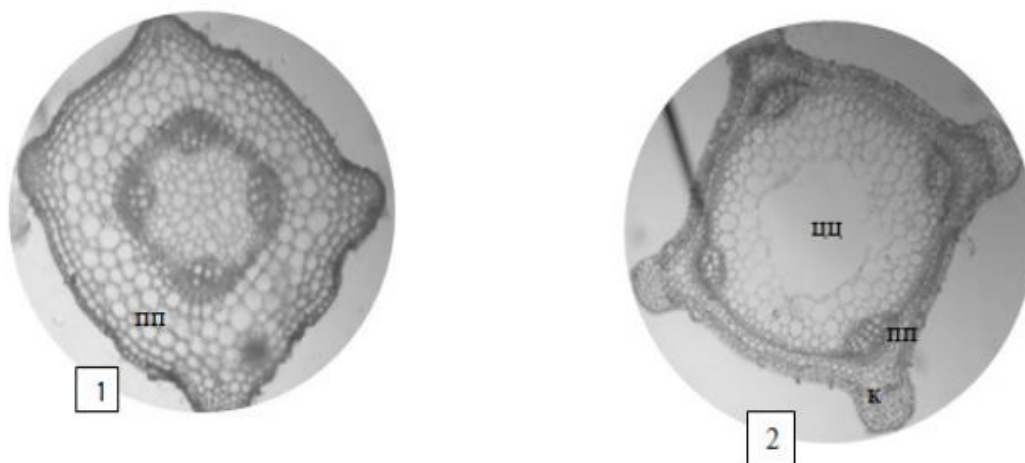
Рисунок 1 - Формирование побеговой системы особи будры плющевидной в различных вариантах опыта.



На поперечных срезах, сделанных у точки роста (Рис.2.1), проводящие элементы представлены протоксилемой и протофлоэмой, склеренхимная обкладка пучков не выражена, т.к. здесь постоянно идет формирование тканей ползучего побега. По мере удаления от точки роста увеличивается общая площадь среза, формируется склеренхимная обкладка проводящих пучков (Рис.2,пп). Четко выражены ребра. В ребрах обнаружено скопление толстостенных клеток уголковой колленхимы (Рис.2,к), опорной ткани, которая на всем протяжении ползучего побега образует тяжи. Она очень близка к паренхиме. В местах контакта эти ткани мало отличаются

между собой, постепенно переходя одна в другую. Клетки паренхимы первичной коры, соседствующие с колленхимой, под гранями имеют хлоропласты, т.е. представляют собой ассимиляционную паренхиму (хлоренхиму). Центральный цилиндр занимает третью часть среза (Рис.2,ц.ц). В срединной части побега, этого года нарастания, развитие тканей достигает максимального значения (Рис.2.2). Расстояние между пучками растёт. За счет разрушения клеток сердцевинной паренхимы образуется воздухоносная полость.

Рисунок 2 - Поперечные срезы плагиотропного побега будры плющевидной 1 - у точки роста; 2 - середина побега первого года нарастания.



В таблице 2 показано, как в процессе формирования органа постепенно изменяется степень паренхиматизации побега и соотношение площадей тканей по вариантам опыта. По мере удаления от точки роста увеличивается общая площадь поперечного среза и меняется соотношение площадей отдельных тканей. Большую часть поперечного среза занимает паренхима первичной коры.

Во втором варианте у точки роста на ее долю приходится более 50% от общей площади среза. По мере удаления от точки роста, активизируется деятельность камбия, увеличивается количество ассимилирующих листьев, возрастает площадь занятая проводящими элементами. Однако в процентном отношении такая закономерность четко не выражена. По-видимому, это связано с разной длиной междоузлий, размер которых зависит от микрорельефа местообитания и мощности особи. Повышение мощности слоя наружной паренхимы, проводящих и механических тканей в сухих условиях связано с необходимостью усиления защитных покровов против перегрева и обезвоживания. Возрастание доли паренхимной ткани при повышении увлажнения связано со стягиванием осевого цилиндра ближе к центру, благодаря чему орган становится более гибким, пластичным. Это предохраняет от разломов при перегибах, что очень важно для растений. В целом, значения площади паренхимы, отнесенные ко всей площади среза, показывают, что ткань проявляет большую специфичность распределения, что выделяет ее среди других признаков. Очевидно, это можно объяснить различным, функциональным значением клеток паренхимы в конкретных условиях. Однако данные относительного развития паренхимы показывают, что картина внутреннего распределения гистологических зон далеко не идентична их абсолютному развитию. При этом изменение паренхимы в системе тканей, слагающих побег, протекает не однотипно в разных частях побега и в разных вариантах опыта. Изменение площади паренхимы происходит как за счет центральной, так и коровой. Значения площади паренхимы, отнесенные ко всей площади среза, показывают, что доля площади паренхимы возрастает по градиенту увлажнения в средней части побега, в молодой части – снижается. Повышение мощности слоя наружной паренхимы в менее влажных условиях возникает с необходимостью усиления защитных покровов молодого побега. Эту функцию могут брать на себя клетки паренхимы.

Таблица 2. Соотношение площадей тканей (среднее значение) на поперечных срезах плагиотропного побега будры плющевидной по вариантам опыта.

побег	выра- жение	1 см от точки роста				средняя часть одногодичного побега			
		1	2	3	4	1	2	3	4
признаки ва- рианты									
Общая площадь, мк ²	абс	396	423	101 7	909	869	895	133 7	250 3
	%	100	100	100	100	100	100	100	100
Площадь паренхимы центрального цилиндра, мк ²	абс	123	108	418	428	310	418	519	121 2
	%	31	25,5	41	47	35	46,7	38,8	48,4
Площадь паренхимы первичной коры, мк ²	абс	178	215	356	296	337	250	451	673
	%	45	51	35	33	39	28	33,7	27
Площадь проводяще- механического кольца, мк ²	абс	97	100	243	185	225	227	368	618
	%	24	23,5	24	20	26	25,3	27,5	24,6

Анатомическая структура ползучего побега изменяется на протяжении его роста. В процессе формирования плагиотропного побега в изменяющихся условиях среды постепенно изменяется степень паренхиматизации органа и устанавливается соотношение характерное для строения наземно-ползучего побега. Процесс адаптации растений к условиям увлажнения и богатства почвы в условиях различной степени освещенности отражается на особенностях внутреннего строения отдельных зон плагиотропного побега. Изменение структуры отдельных зон в пределах побега носит количественный характер: по мере снижения влажности почвы увеличивается площадь проводяще-механического кольца и паренхимы, понижается аэренхиматизация побега, утолщаются покровные клетки. Однако степень пластичности каждого признака в различных частях побега не одинакова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Полуянова В.И. К изучению экологии наземно-ползучих растений в условиях Волжско-Камского края // Региональные проблемы экологии. Казань: Татгосиздат, 1985. С. 88-89.
2. Полуянова В.И. К экологической анатомии плагиотропного побега *Veronica chamaedrys* L. // Сборник научных трудов по материалам научно-практической конференции «Современные проблемы и пути их решения в науке, транспорте, производстве и образовании». 15-25 декабря 2005 г. Т.11. Биология. Одесса, 2005. С. 7-9.
3. Полуянова В.И., Федорова С.В. Опыт выращивания *Potentilla anserina* L. в экспериментальных посадках (Республика Татарстан) // Растительные ресурсы. 2002. № 1. С. 57-64.
4. Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд. КГУ, 1967. 180 с.
5. Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Изменчивость ценопопуляции клевера ползучего в условиях клинального фитоценоза // Экология. 1991. № 4. С.79- 1.6. Coles S. M. *Ranunculus repens* in Europe // *Watsonia*. 1977. Т. 11. P. 353-366.

ADAPTATION MECHANISMS OF FORMATION SPROUT SYSTEMS INDIVIDUALS GLECHOMA HEDERACEA L. UNDE CHANGING ENVIRONMENTAL FACTORS

V.I. Poluyanova, candidate of biological sciences, associate Professor of the UOC «Botanical garden»
Kazan (Volga region) Federal University, Kazan (Russia)

N.V. Salakhov, candidate of biological sciences, associate Professor of the UOC «Botanical garden»
Kazan (Volga region) Federal University, Kazan (Russia)

Abstract. Vegetative-mobile plants - the fittest in most natural plant communities and plays an important role in the nature of a group of plants. In the development of vegetative-rolling plants is characterized by the unity and opposition of three interrelated aspects: vegetative development, generative and vegetative reproduction. The resolution of contradictions between them is adaptive in nature. Vegetative restoration and vegetative reproduction-moving plants combined with the ability to vegetative mobility, which allows the plant to push their vegetative-child offspring from the mother's body. Ecological and phytocoenotic tropism plagiotropic shoots allows plants (statistically) rationally «choose» places to secure autonomic-affiliated individuals. Increased soil humidity promotes the growth of aboveground rooting shoots, as well as the initiation of kidney regeneration in the tissues of

the organs of vegetative reproduction. Factor soil moisture is a key in the set of different environmental factors in shaping the internal structure of creeping escape. Specificity patterns sprout systems *Glechoma hederacea* in various conditions has adaptive nature enshrined as an evolutionary species feature and as a manifestation of plasticity of the plant organism to changing environmental conditions. Vegetative reproduction is associated with rooting plagiotropic shoots, seed - with the formation of stalks in the axils of orthotropic shoots. Partial bushes remain long interconnected by communication stations plagiotropic escape. In the development of a new substrate in the absence of competition from other plant species *Glechoma hederacea* well developed and propagated in the best conditions of nutrition and hydration in full light and the looseness of the soil.

Keywords: *Glechoma hederacea*; plagiotropic escape; anatomical structure; the soil moisture; vegetative reproduction; soil moisture.