
БИОЛОГИЯ

© И.А. ЖУРАВЛЕВА, Н.П. САВИНЫХ

S-dulcamara@yandex.ru, botany@vshu.kirov.ru

УДК 581.4

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ ПАСЛЕНА СЛАДКО-ГОРЬКОГО

АННОТАЦИЯ. Охарактеризована биоморфология и систематика *Solanum dulcamara* L. (паслена сладко-горького). Основная жизненная форма растения — длиннокорневищный лиановидный полукустарник. Выделено 4 фазы онтоморфогенеза *S. dulcamara*: 1) формирование семени, 2) формирование одноосного растения, 3) кущение, 4) формирование корневищного растения; в ходе которых чередуются 5 онтобиоморф (семя; стержнекорневое моноподиально нарастающее вегетативное растение; стержнекорневой симподиально нарастающий прямостоячий полукустарник; симподиально нарастающий полукустарник со смешанной корневой системой; длиннокорневищный симподиально нарастающий полукустарник). На базе основной жизненной формы под влиянием условий окружающей среды возможно формирование 6-ти экобиоморф (наземный лиановидный или стелющийся полукустарник; прибрежно-водный лиановидный или стелющийся полукустарник; водное стелющееся травянистое растение; корнеотпрысковый полукустарник); приводится их характеристика. Определен тип онтогенеза особи (Г-тип (Г₂-подтип) по Л.А. Жуковой). Соотнесены фазы онтоморфогенеза с онтогенетическими периодами и состояниями особей. Отмечено, что окончание онтогенеза особи проследить сложно из-за способности к омоложению потомков и вегетативного размножения.

SUMMARY. The article contains characteristics of the biomorphology and taxonomy of the *Solanum dulcamara* L. The main living life-form of the plant is the lianoid subshrub with creeping rhizome. The authors single out 4 stages of the onto-morphogenesis of the *S. dulcamara*: 1) seed formation, 2) formation of the monaxonic plant, 3) bush formation, 4) rhizome formation; (in which 5 onto-biomorphs alternate (seed; monopodial growing vegetative plant with a taproot; sympodially growing upright standing semishrub with a taproot; sympodially growing upright standing subshrub with a taproot; sympodially growing subshrub with a mixed root system; sympodially growing subshrub with long rhizome). On the basis of the main life-form, under the influence of environmental conditions, formation of six ecobiomorphs is possible (dry land lianoid or prostrate subshrub; coastal water lianoid or prostrate subshrub; water prostrate grassy plant; weed forming prostrate); their characteristic is given. The ontogenesis type of the species is defined (G-type (G₂-subtype) according to L.A. Zhukova). Stages of onto-morphogenesis are related to the ontogenetic periods and conditions of the plants. It is noted that the end of the ontogenesis is difficult to trace due to the rejuvenation capacity of the plant and its vegetative propagation.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. *Solanum dulcamara*, онтоморфогенез, онтобиоморфа, фаза онтоморфогенеза, экобиоморфа.

KEY WORDS. *Solanum dulcamara*, onto-morphogenesis, onto-biomorph, ontomorphogenetic stage, ecobiomorph.

Введение. Несмотря на то, что учение о жизненных формах имеет достаточно длительную историю, проблема изменения внешнего облика растений в онтогенезе отдельной особи по-прежнему актуальна. К настоящему времени по особенностям морфологии особей сформировалось два подхода характеристики онтогенеза растений: 1) выделение и описание онтогенетических периодов и состояний [1-3]; 2) описание фаз морфогенеза [4-8].

Возрастные изменения организма отражаются на его внешнем облике и проявляются в смене габитуса. Этот процесс назван онтоморфогенезом. Часто его описывают согласно представлениям О.В. Смирновой с соавторами [9], где каждая фаза характеризуется определенной структурой («первичный побег», «рыхлый куст» и т.д.), сформировавшейся в результате конкретных преобразований. Позднее [10] фазу онтоморфогенеза стали понимать не только как структуру, но и как этап (временной промежуток) и процесс, в ходе которого формируется определенный габитус растения. Именно с этих позиций мы рассматриваем онтоморфогенез растений. Габитус, возникший в ходе этих преобразований и соответствующий конкретному онтогенетическому состоянию [11], определяем как онтобиоморфу. Поэтому, описывая изменение жизненной формы растения в его онтогенезе, вслед за М.Т. Мазуренко [11-12] мы выделяем онтобиоморфы, отличающиеся между собой морфологически, в пределах фаз онтоморфогенеза. При этом, фазы понимаем как процесс перестройки габитуса, а онтобиоморфы — как дискретные структуры, формирующиеся в ходе этого процесса.

Материалы и методика исследования. Объект исследования — паслен сладко-горький (*Solanum dulcamara* L.) — летнезеленый вегетативно-подвижный поликарпический длиннокорневищный лиановидный полукустарник с симподиально нарастающими в течение вегетационного сезона и в разной степени одревесневающими осями из серии монокарпических побегов.

Вид относится к семейству *Solanaceae* Juss., подроду *Solanum*, секции *Dulcamara* (Dun.) Bitter. Естественный ареал охватывает всю Европу и часть Западной Сибири; как заносное он встречается в Предкавказье, Средней Азии и Северной Америке, где местами натурализовался [13].

Исследование основано на материалах собственных сборов в Кировской (2009-2012 гг.), Ярославской (2010-2011 гг.) и Нижегородской (2010-2011 гг.) областях, анализе фондов гербариев LE, MHA, SYKO, IBIW, TK, NS, NSK, MWV, MOSP и SYKT и гербарной коллекции кафедры биологии ВятГУ.

Жизненная форма охарактеризована с использованием сравнительно-морфологического метода [4; 14] с применением синтетического подхода и представлениями О.В. Смирновой [9]. Фазы онтоморфогенеза и онтобиоморфы описаны по М.Т. Мазуренко [11-12]. Тип и особенности онтогенеза определены по классификации типов онтогенеза растений Л.А. Жуковой [3].

Результаты исследования и обсуждение. Всего в онтоморфогенезе *S. dulcamara* выделены 4 фазы и описано 5 онтобиоморф.

Фаза I — формирование семени — начинается с образования зиготы и продолжается до прорастания семени; в результате образуется онтобиоморфа I — семя (рис. 1). Оно от желтого до светло-коричневого цвета, размером 2×3 мм, овальное, сплюснутое с боков. Поверхность семени шероховатая. Семядоли молочного цвета, гладкие. Согнутый или спиральный зародыш располагается в центре или на периферии семени, занимая $\frac{3}{4}$ его объема [15]. О мощности эндосперма мнения расходятся: А.Л. Тахтаджян [16] определяет его как обильный; Г.Я. Жукова [17] указывает на несколько слоев клеток в составе эндосперма. Наши исследования подтверждают представления Г.Я. Жуковой.

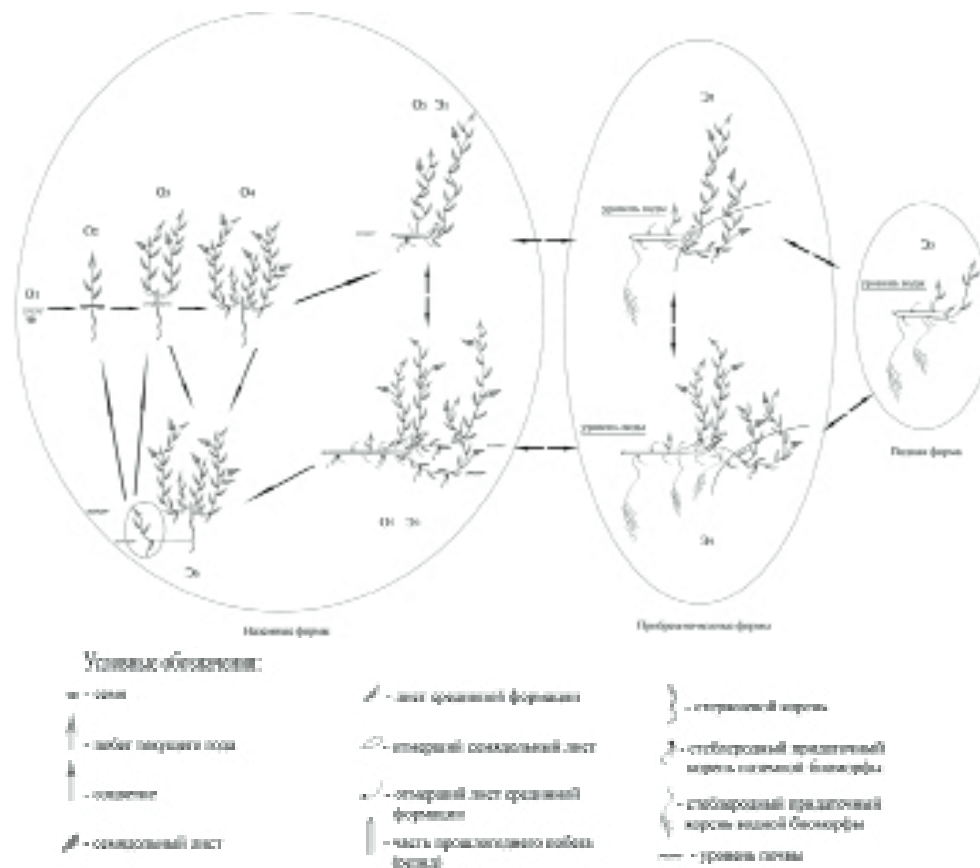


Рис. 1. Схема онтоморфогенеза *Solanum dulcamara* L.: O₁-O₂ — онтобиоморфы: O₁ — семя; O₂ — вегетивно-неподвижное стержнекорневое моноподиально нарастающее вегетативное растение; O₃ — вегетивно-неподвижный поликарпический симподиально нарастающий прямостоячий полукустарник; O₄ — вегетивно-слабоподвижный поликарпический неявнополицентрический симподиально нарастающий полукустарник со смешанной корневой системой; O₅ — вегетивно-подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий полукустарник. Э₁-Э₆ — экобиоморфы: Э₁ — наземный лиановидный полукустарник; Э₂ — наземный стелющийся полукустарник; Э₃ — прибрежно-водный лиановидный полукустарник; Э₄ — прибрежно-водный стелющийся полукустарник; Э₅ — водное стелющееся травянистое растение; Э₆ — корнеотпрысковый полукустарник

Семена созревают в плодах (ягодах) к концу вегетационного сезона (сентябрь-октябрь), опадают на поверхность земли и зимуют под листовым опадом и снегом. Весной семена всходят. Наши лабораторные опыты показали, что для прорастания семян необходим комплекс условий: рыхлый субстрат, хорошо прогретая почва, влага, отсутствие света. Они не всегда есть в местах обитания паслена, вероятно, поэтому семенные особи встречаются в природе крайне редко. Однако летом 2011 г. на левом коренном берегу р. Вятки (Кировская область) в окрестностях д. Большая Гора на песчаном берегу по краю уреза воды обнаружена многочисленная молодая популяция паслена с большим числом проростков. Эта фаза онтоморфогенеза соответствует 2-м периодам онтогенеза: эмбриональному и латентному; онтогенетическое состояние — покоящиеся семена.

Фаза II — формирование одноосного растения — продолжается от начала прорастания семени до конца первого вегетационного сезона. За это время формируется *онтобиоморфа 2* — вегетативно-неподвижное моноцентрическое стержнекорневое моноподиально нарастающее вегетативное растение (рис. 1). Эта фаза соответствует прегенеративному периоду онтогенеза. Она включает стадии проростка и имматурного растения. Ювенильное онтогенетическое состояние выпадает, так как семядольные листья сохраняются обычно до конца вегетационного сезона. Следующие за семядолями листья — типичные листья срединной формации. К зиме большая часть побега отмирает за исключением базального участка с почками возобновления. Эта онтобиоморфа соответствует первичному побегу по О.В. Смирновой [9].

Фаза III — кушение — продолжается с момента формирования побегов замещения на резиде одноосного растения до партикуляции особи. Фаза может длиться десятки лет и сопровождается последовательной сменой в онтогенезе 2-х онтобиоморф. Весной во второй год на резиде разворачиваются почки регулярного возобновления, и начинается становление *онтобиоморфы 3* — вегетативно-неподвижный поликарпический моноцентрический симподиально нарастающий прямостоячий полукустарник (рис. 1). Эта биоморфа формируется благодаря развитию симподиальных осей из серии монокарпических побегов до 3-4 порядка ветвления. С зацветанием исходного побега* снимается апикальное доминирование, что стимулирует развитие верхней пазушной почки (иногда 2-х), дающей начало новому побегу следующего порядка ветвления. Так из серии силлептических побегов последовательных порядков формируется симподиальная ось. Начало развития растения соответствует виргинильному онтогенетическому состоянию прегенеративного периода, поскольку генеративные органы в почках с осени не заложены. С зацветанием исходного побега растение становится молодым генеративным. Данная онтобиоморфа соответствует первичному кусту по О.В. Смирновой [9].

На 4-5 год начинает формироваться *онтобиоморфа 4* — вегетативно-слабоподвижный поликарпический неявнополицентрический симподиально нарастающий полукустарник со смешанной корневой системой из-за появления стеблеродных придаточных корней на базальных участках побегов, развиваю-

* Под исходными побегами оси понимаем побеги, развивающиеся из почек возобновления.

щихся из почек возобновления (рис. 1). Появление этого габитуса связано с развитием симподиальных осей из 4-5 монокарпических побегов, под тяжестью которых исходные побеги оси лежат основанием и сразу же укореняются. Из-за формирования новых центров закрепления, которые достаточно сложно выявить, растение приобретает незначительную вегетативную подвижность. Поэтому эта онтобиоморфа *S. dulcamara* определена как слабо-подвижная. По [9] это рыхлый куст.

Фаза IV — формирование корневищного растения — начинается с момента партикуляции [терм. по: 18] особи в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии и продолжается до отмирания всех вегетативных потомков. Длительность ее — десятки лет. В результате партикуляции развивается *онтобиоморфа 5* — вегетативно-подвижный поликарпический явнополицентрический длиннокорневищный симподиально нарастающий полукустарник (рис. 1). Эта онтобиоморфа образуется за счет формирования эпигеогенного корневища, которое возникает благодаря пассивному засыпанию базальных участков исходных побегов грунтом. С таким габитусом растение существует в течение всего последующего онтогенеза. Онтобиоморфа соответствует кустящейся партикуле по [9].

На ход онтоморфогенеза *S. dulcamara* существенно влияют условия окружающей среды. Первые четыре онтобиоморфы (семя, моноподиальное вегетативное растение, симподиальный прямостоячий стержнекорневой полукустарник и симподиальный полукустарник со смешанной корневой системой) постоянны, так как семена прорастают исключительно на суше. В фазе формирования корневищного растения развитие онтобиоморф зависит от условий обитания. В результате формируется несколько экобиоморф [терм. по: 19] — экологически обусловленных форм вида:

1. на суше при наличии опоры в результате нутационных движений побегов формируется наземный лиановидный полукустарник [20] — *экобиоморфа 1*; при отсутствии опоры — наземный стелющийся полукустарник — *экобиоморфа 2* (рис. 1);

2. в условиях переменного увлажнения в зависимости от наличия опоры также формируется прибрежно-водный лиановидный (*экобиоморфа 3*), либо стелющийся (*экобиоморфа 4*) полукустарник (рис. 1); у них, в отличие от наземных форм, есть ряд особенностей [20], в частности — формирование в воде стеблеродных придаточных корней длиной более 30 см, сильно ветвящихся, содержащих хлорофилл, которые выполняют дополнительно функции дыхания и фотосинтеза;

3. в воде формируется стелющееся растение с живой двухлетней частью, укореняющееся в год формирования побегов, не цветущее и не плодоносящее (соцветие развивается лишь до стадии бутонизации) — *экобиоморфа 5*. По-видимому, ее можно считать травянистой. Возможно, в виде такой своеобразной неспециализированной диаспоры (туриона) растение переживает неблагоприятные условия среды, развиваясь согласно стратегии жизни, близкой к малолетникам вегетативного происхождения.

На базе прямостоячего стержнекорневого полукустарника, полукустарника со смешанной корневой системой и длиннокорневищного полукустарника в условиях подвижного субстрата возможно развитие корнеотпрысковой жизненной формы (экобиоморфа б), что обеспечивает омоложение особи часто до имматурного онтогенетического состояния (рис. 1). В результате онтогенез *S. dulcamara* соответствует Г-типу (Г₂-подтипу) по [3].

Заключение. Основная жизненная форма *S. dulcamara* — летнезеленый вегетативно-подвижный поликарпический длиннокорневищный наземный (прибрежно-водный) лиановидный (стелющийся) полукустарник с симподиально нарастающими в течение вегетационного сезона и в разной степени одревесневающими осями из серии монокарпических побегов.

В онтоморфогенезе *S. dulcamara* в пределах 4-х фаз последовательно сменяются 5 онтобиоморф, на основе которых в зависимости от условий среды развиваются особые экобиоморфы: наземный лиановидный или стелющийся полукустарник, прибрежно-водный лиановидный или стелющийся полукустарник, водное стелющееся травянистое растение, корнеотпрысковый полукустарник. Окончание онтогенеза особи проследить сложно из-за способности к омоложению потомков и вегетативного размножения. Онтогенез паслена относится к Г-типу (Г₂-подтипу) по [3].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава ценопопуляций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1950. С. 465-483.
2. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3-8.
3. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995.
4. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
5. Савиных Н.П. Род Вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
6. Кузнецова С.В. Биоморфология княжика сибирского — *Atragene sibirica* L. (сем. *Ranunculaceae*): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 22 с.
7. Бобров Ю.А. Грушанковые России. Киров, 2009. 130 с.
8. Мовергоз Е.А. Биоморфология *Ranunculus circinatus* и *R. x glueckii* (*Ranunculaceae*) в Верхнем Поволжье: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2012. 19 с.
9. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 14-44.
10. Хохряков А.П. Изменение образа жизни растений в онтогенезе // Журнал общей биологии. 1978. Т. XXXIX. № 3. С. 357-372.
11. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений к экстремальным условиям Крайнего Севера. М., 1986. 209 с.
12. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников // АН СССР, Дальневост. науч. центр, Ин-т биол. проблем Севера. М.: Наука, 1977. 160 с.
13. Пояркова А.И. *Solanaceae* // Флора Европейской части СССР / под ред. А.А. Федорова. Т. 5. Л., 1981. С. 179-201.
14. Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Уч. записки МГПИ им. В.П. Потемкина. 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 3-20.

15. Поддубная-Арнольди В.А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 352 с.
16. Тахтаджян А.Л. Система Магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
17. Жукова Г.Я. *Solanaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. С. 241-248.
18. Высоцкий Г.Н. Ергеня: культурно-филологический очерк // Труды Бюро по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1915. Т. 7. № 2. С. 1113-1443.
19. Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журнал общей биологии 1965. Т. 23. № 3. С. 12-37.
20. Журавлева И.А., Савиных Н.П. Жизненная форма *Solanum dulcamara* (*Solanaceae*) в разных экологических условиях // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2012. Вып. 25. № 3. С. 101-111.

REFERENCES

1. Rabotnov, T.A. Aspects of Study of Cenopopulations Composition for the Purpose of Phytocenology. *Problemy botaniki T. 1 — Botanical Issues. Vol. 1.* Moscow; Leningrad: Nauka, 1950. Pp. 465-483. (in Russian).
2. Uranov, A.A. Ontogeny and Age Composition of Populations. *Ontogenez i vozrastnoj sostav populjacij cvetkovyh rastenij — Ontogeny and Age Composition of Populations of flowering plants.* Moscow, 1967. P. 3-8. (in Russian).
3. Zhukova, L.A. *Populjacionnaja zhizn' lugovyh rastenij* [Population Life of Meadow Plants]. Yoshkar-Ola, 1995. (in Russian).
4. Serebrjakov, I.G. *Jekologicheskaja morfologija rastenij. Zhiznennye formy pokrytosemennyh i hvojnyh* [Ecological Morphology of Plants. Life Forms of Angiosperms and Coniferous Plant]. Moscow: Vysshaya Shkola, 1962. 378 p. (in Russian).
5. Savinyh, N.P. *Rod Veronika: morfologija i jevoljucija zhiznennyh form* [Genus 'Veronika': Morphology and Evolution of Life Forms]. Kirov, 2006. 324 p. (in Russian).
6. Kuznecova, S.V. *Biomorfologija knjazhika sibirskogo — Atragene sibirica L. (sem. Ranunculaceae)* (avtoref. diss. kand) [Biomorphology of Atragene sibirica L. (fam. Ranunculaceae (Diss. Cand.))]. Syktyvkar, 2007. 22 p. (in Russian).
7. Bobrov, Ju.A. *Grushankovye Rossii* [Pyroleae in Russia]. Kirov, 2009. 130 p. (in Russian).
8. Movergoz, E.A. *Biomorfologiya Ranunculus circinatus i R. x glueckii (Ranunculaceae) v Verkhnem Povolzhje* (avtoref. diss. kand) [Biomorphology of Ranunculus circinatus i R. x glueckii (Ranunculaceae) in the Volga Region (Diss. Cand.)]. Syktyvkar, 2012. 19 p. (in Russian).
9. Smirnova, O.V., Zaugol'nova L.B., Toropova, N.A., Falikov, L.D. Criteria of Singling out of Age Conditions and Ontogenic Peculiarities of Plants of Various Biomorphs. *Cenopuljicii rastenij (osnovnye ponjatija i struktura) — Cenopopulations of Plants (Basic concepts and Structure).* Moscow: Nauka, 1976. Pp. 14-44 (in Russian).
10. Hohrjakov, A.P. Change of the Plants Lifestyle in Ontogeny. *Zhurnal obshhej biologii — Journal of General Biology.* 1978. Vol. XXXIX. № 3. Pp. 357-372. (In Russian)
11. Mazurenko, M.T. *Biomorfologicheskiye adaptatsii rastenij k ekstremalnym usloviyam Kraynego Severa* [Biomorphological Adaptations of Plants to Far Northern Conditions]. Moscow, 1986. 209 p. (in Russian).
12. Mazurenko, M.T., Hohrjakov, A.P. Structure and Morphogenesis of Bushes. *AN SSSR, Dal'nevost. nauch. centr, In-t biol. problem Severa — Academy of Sciences USSR, Far Eastern Scientific Center, Institute of Biological Problems of the North.* Moscow: Nauka, 1977. 160 p. (in Russian).
13. Pojarkova, A.I. *Solanaceae. Flora Evropejskoj chasti SSSR — Flora of the European Part of Russia.* Ed. by. A.A. Fedorova. Vol. 5. Leningrad, 1981. P. 179-201 (in Russian).

14. Serebrjakov, I.G. On the study methods of the rhythm of seasonal plants development in stationary geobotanical research. *Uch. zapiski MGPI im. V.P. Potemkina — Scholarly Notes of Moscow City Pedagogical Institute named after V.P. Potemkin*. 1954. Vol. 37. Issue. 2. Pp. 3-20 (in Russian).
15. Poddubnaja-Arnol'di, V.A. *Harakteristika semejstv pokrytosemennyh rastenij po citojembriologicheskim priznakam* [Characteristics of the Angiosperms families according to cytoembriological features]. Moscow, 1982. 352 p. (in Russian).
16. Tahtadzhjan A.L. *Sistema Magnoliofitov* [System of Magnoliofitas]. Leningrad, 1987. 439 p. (in Russian).
17. Zhukova, G.Ja. Solanaceae. *Sravnitel'naja jembriologija cvetkovyh rastenij — Comparative Embryology of Flowering Plants*. Leningrad, 1987. P. 241-248. (in Russian).
18. Vysockij, G.N. Ergenya: Cultural-Philosophical Essay. *Trudy Bjuro po prikladnoj botanike, genetike i selekcii — Works of the Bureau on Applied Botany, Genetics and selection*. 1915. Vol. 7. № 2. P. 1113-1443 (in Russian).
19. Lavrenko, E.M., Svешnikova, V.M. On Synthetic Study of Life Forms Exemplified by Steppe Sod Grasses. *Zhurnal obshhej biologii — Journal of General Biology*. 1965. Vol. 23. № 3. Pp. 12-37 (in Russian).
20. Zhuravleva, I.A., Savinyh, N.P. Life Form *Solanum dulcamara* (Solanaceae) in Different Ecological Conditions. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta — Herald of Tver' State University*. Series: Biology and Ecology. 2012. Issue 25. № 3. Pp. 101-111 (in Russian).