

7. В результате фитоценологических исследований установлено доминирование смешанных и сосновых лесов. В меньшем количестве встречаются мелколиственные леса.

8. Проведенное флористическое и геоботаническое исследование, находки редких видов служат основанием для подтверждения статуса памятника природы «Припышминский бор».

ЛИТЕРАТУРА

1. Скворцов А. К. Гербарий. Пособие по методике и технике. М.: Наука, 1987. 250 с.
2. Воронов А. Г. и др. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. 384 с.
3. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. СПб: Мир и семья, 1995. 512 с.
4. Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Т. 1-7. 1988-1994.
5. Обзор. Экологическое состояние, использование природных ресурсов, охрана окружающей среды Тюменской области. Тюмень, 1997. 224 с.
6. Молокова С. А., Сальникова Л. И. Флора и растительность памятника природы «Припышминский бор» // Тез. докл. Словоцковские чтения. Тюмень. 1998. С. 178-179.
7. Шенников А. П. Экология растений. Л.: Изд-во ЛГУ. 1964. 427 с.
8. Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высшая школа. 1979. 386 с.
9. Зарубин С. И. и др. Редкие и исчезающие виды флоры Тюменской области // Ботанический журнал. 1983. № 9. С. 1269-1276.
10. Красная Книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.

Ольга Геннадьевна ВОРОНОВА —
доцент кафедры ботаники
и биотехнологии растений
биологического факультета,
кандидат биологических наук

УДК 582. 4/9-15

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ КОРНЕВЫХ ОТПРЫСКОВ У POTENTILLA ANSERINA L.

АННОТАЦИЯ. Для особей лапчатки гусиной гигрофильного экотипа характерно образование корневых отпрысков. Проведены анатомические исследования. Показаны возможные варианты заложения придаточных почек и формирования корневых отпрысков. Охарактеризована их морфологическая структура.

The formation of the root scion is characteristic of the Potentilla anserina of hygrophyte ecotype. The anatomy research was carried out. The possible variants of the additional buds location and formation of the root scion are shown. Their morphological structure was characterised.

Лапчатка гусиная — малолетний травянистый поликарпик, продолжительность жизни которого составляет 3–4 года. Скелетная часть растения представлена вегетативным моноподиально-розеточным двухметамерным побегом с полным циклом развития. Генеративные побеги — столоны — образуются на втором году жизни особей и являются монокарпическими моноциклическими. Благодаря наличию столонов взрослые особи лапчатки гусиной имеют явнополицентрическую пространственную структуру. Корневая система взрослых растений чаще всего смешанного типа. Корни, обладая контрактильной способностью, втягивают розеточный побег в почву, в результате чего образуется короткое ортотропное эпигеогенное корневище. Верхушечная почка розеточного побега располагается у поверхности почвы, что позволяет отнести лапчатку гусиную к гемикриптофитам.

Сбор материала проводили в течение сезонов вегетации 1993–1996 годов в типичных для лапчатки гусиной местообитаниях: в разреженных лесных сообществах, на суходольных, пойменных лугах пастбищного и сенокосного режима. Выкопанные растения спиртовали, гербаризировали. Морфологический анализ проводили, используя стереоскопический микроскоп МБС-10. Морфологическую структуру лапчатки гусиной изучали также по образцам, хранящимся в гербариях БИН АН РФ и МПГУ имени В. И. Ленина. Побеговую систему описывали по методике школы И. Г. Серебрякова [1, 2, 3, 4, 5, 6]. Возрастные периоды и состояния выделяли согласно периодизации онтогенеза растений, предложенной Т. А. Работновым [7], а в дальнейшем дополненной А. А. Урановым с соавторами [8, 9].

Лапчатка гусиная довольно неприхотливое растение. Диапазон условий ее существования по всем факторам экологических шкал широк [10]. В ходе проведенных исследований по изучению онтогенеза и экологии ценопопуляций (ЦП) лапчатки гусиной выявили, что для данного вида характерно наличие трех экотипов по отношению к фактору влаги: ксерофильного, мезофильного и гигрофильного [11]. Особенности растений гигрофильного экотипа — формирование корневых отпрысков.

Корневой отпрыск, вслед за Л. Е. Гатцук [12], рассматриваем в широком смысле, как побег или куст, развившийся из придаточной почки на корне. У лапчатки гусиной он имеет надземную часть — моноподиально-розеточный побег и подземную — вертикальное корневище с придаточными корнями, соединяющее корень материнского растения с дочерней розеткой. Длина восходящего корневища зависит от глубины залегания почки на материнском корне и, как правило, невелика — 4–5 см. Корневище может быть и совсем не выражено, если придаточная почка образуется на корне у поверхности почвы.

Подобная структура корневых отпрысков описана для *Centaurea scabiosa* [13], *Rumex acetosella* [14]. Г. Н. Высоцкий [13] среди растений, образующих корневые отпрыски, выделил две группы:

- 1) образующие их лишь в случае какого-либо повреждения корней;
- 2) образующие их в цикле своего нормального развития (корнеотпрысковые латочники).

И. С. Михайловская [15], вслед за М. С. Шальтом [16], называет растения этих двух групп предельно точно и кратко: облигатно и факультативно корнеотпрысковые.

По нашим данным, лапчатка гусиная — факультативно корнеотпрысковое растение. Придаточные почки на главном и придаточных корнях формируются в экстремальных для особей условиях: полное уничтожение надземной вегетативной сферы в результате скусывания, вытаптывания или ее отмирания вследствие длительного затопления (например, на пойменных лугах).

Главный и придаточный корни лапчатки гусиной имеют флоэмный тип строения и сильно утолщены. Во вторичной коре корня четко проявляется слоистость (рис. 1), что является результатом чередования твердого и мягкого луба. Клетки паренхимы крупные, заполнены крахмалом, располагаются рыхло, образуя светлые полосы. Клетки склеренхимы намного меньше и плотно прижаты друг к другу, поэтому под микроскопом выглядят в виде темных полос. Проведенные анатомические исследования показали, что придаточные почки на корнях образуются по-разному: из клеток каллуса, формирующегося в паренхиме вторичной коры (рис. 1 А), либо из клеток межпучкового камбия (рис. 1 Б), который в корнях очень активен, состоит из 6–8 рядов клеток. Заложение придаточных почек может быть приурочено и к зоне отмирающего бокового корня, но это наблюдается крайне редко. Группа меристематических клеток, независимо от своего происхождения, очень быстро разрастается. В придаточной почке резко выделяется конус нарастания (апекс), состоящий из наиболее интенсивно делящихся клеток, и располагающиеся от него по бокам листовые примордии (рис. 1 А, Б). В осевой части почки закладывается проводящая система

(под микроскопом хорошо видны трахеи со спиральным и кольчатым типом утолщения). Развиваясь, почка разрывает перидерму и начинает расти к поверхности почвы, образуя вертикальное корневище, на котором в паренхиме флоэмного происхождения в области межпучкового камбия закладываются придаточные корни. Подобное развитие придаточных почек происходит на сочных корнях осота, щавелька, льнянки [17], малины [18].

Особь *P.anserina* всех возрастных состояний (за исключением ювенильных и сенильных) способны формировать корневые отпрыски. Из меристем на корнях материнского растения образуется по одной или несколько дочерних розеток, как правило, омоложенных на 1–2 возрастных состояния (рис. 2А, Б, В). Лишь у старых генеративных особей не происходит омоложения корневых отпрысков. При отделении от материнского растения они соответствуют сенильному возрастному состоянию, хотя более правомерно в данной ситуации считать их вегетативным опадом (рис. 2Г). Вегетативный опад [19] отличается от сенильных растений тем, что его листья подобны ювенильным, собственные придаточные корни отсутствуют. Длительность существования подобных корневых отпрысков зависит от количества питательных веществ в корневой системе материнской особи.

При формировании нескольких корневых отпрысков лапчатка гусиная представляет собой сложный индивид, состоящий из одно- или разновозрастных розеток (рис. 2Б, В). При потере связи с корнем материнского растения они становятся простыми (имматурными — *im*, виргинильными — *v*) или остаются сложными индивидами (молодыми генеративными — *g1*). Продолжительность частных онтогенезов зависит от того, в каком возрастном состоянии находится корневой отпрыск в момент дезинтеграции. Для лапчатки гусиной характерно не только вегетативное возобновление, но и размножение при помощи корневых отпрысков. Под вегетативным возобновлением, вслед за М. С. Шальтом [16], понимаем способность особи восстанавливать поврежденные или отмершие части. У лапчатки гусиной при вегетативном возобновлении формируется только один корневой отпрыск, но, как правило, омоложенный (рис. 2А), при вегетативном размножении на корне формируется две и более дочерних розетки (рис. 2Б, В).

Лапчатка гусиная, при расчленении корней на участки, может размножаться и корневыми черенками. Различие между корневыми отпрысками и черенками в том, что новообразование недостающих органов у первых происходит до отделения от материнского организма, у вторых же — после отделения [20]. Нам приходилось наблюдать, как на насыпях из привозной земли лапчатка гусиная образует «густой ковер», хотя вокруг не встречается. При выкапывании растений установили, что все они вегетативного происхождения. Диаспорами явились корневые черенки различной длины и происхождения (из главного или придаточного корня), занимающие в почве горизонтальное, вертикальное или наклонное положение. На корневых черенках длиннее 4–5 см явно различимы проксимальный и дистальный концы (рис. 3А, Б). На проксимальном конце идет развитие дочерних розеток, а на дистальном — придаточных ризогенных корней. Это важно для тех розеток, которые образуются на корневых черенках, залегающих близ поверхности почвы. Такие розетки назвали «сидячими», так как у них не образуется вертикальное корневище с придаточными корнями, и воду с минеральными веществами они получают только через материнский корень (рис. 3А). Если корневой черенок залегает глубоко в почве, то формирующаяся на нем новая розетка выносятся на поверхность вертикальным корневищем, на котором очень быстро образуются придаточные корни. На дистальном конце черенка также формируются придаточные корни. Такие розетки очень рано теряют связь с материнским корнем и начинают самостоятельное существование. На коротких корневых черенках (1–2 см) полярность не прослеживается: развиваются только почки и не формируются корни. Такие розетки имеют черты ювенильности (рис. 3В).

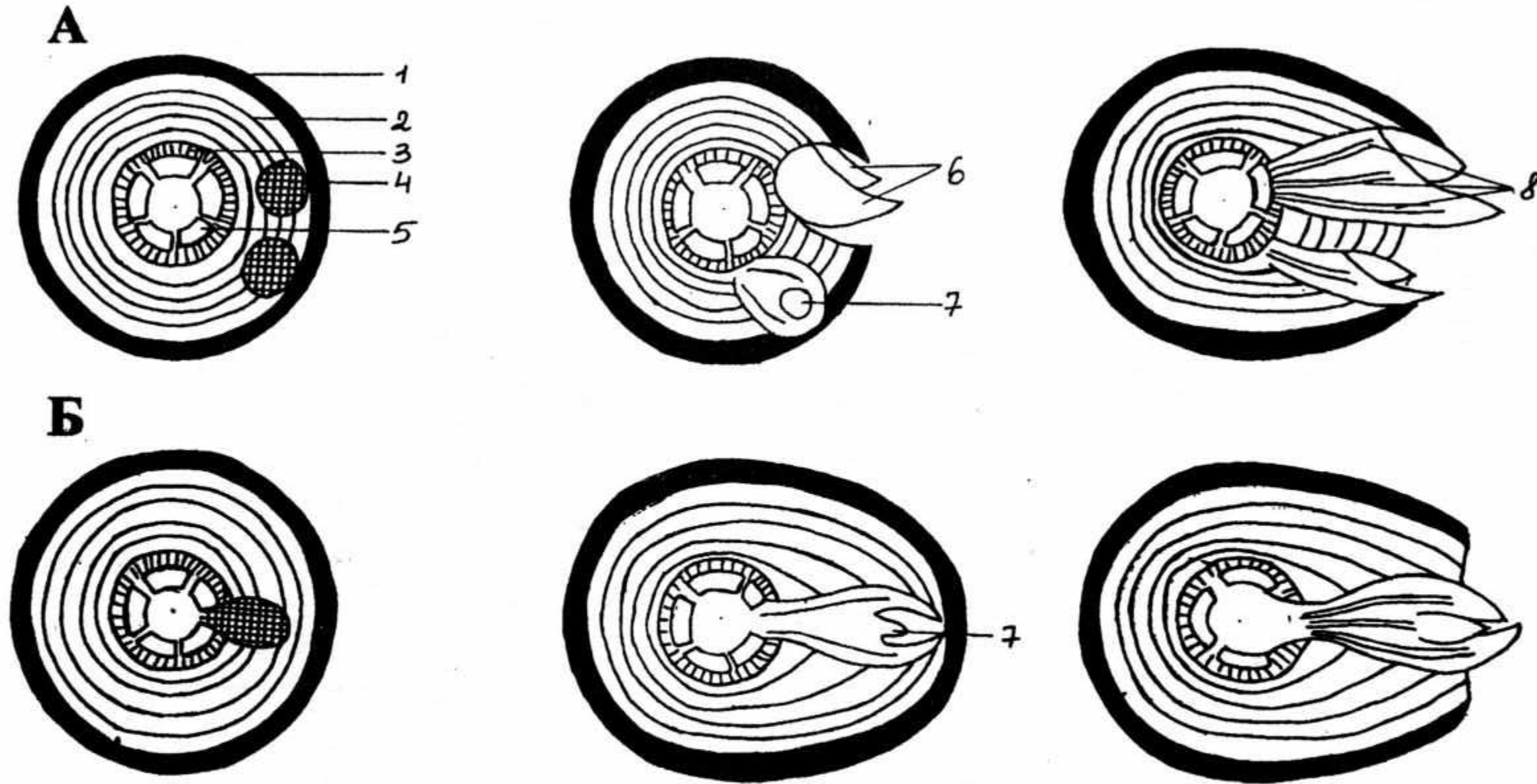


Рис. 1. Образование придаточных почек на корнях лапчатки гусиной из паренхимы вторичной коры (А), из камбия (Б): 1 — ризодерма, 2 — вторичная кора, 3 — камбий, 4 — группы меристематических клеток, 5 — ксилема, 6 — листовые примордии, 7 — апекс

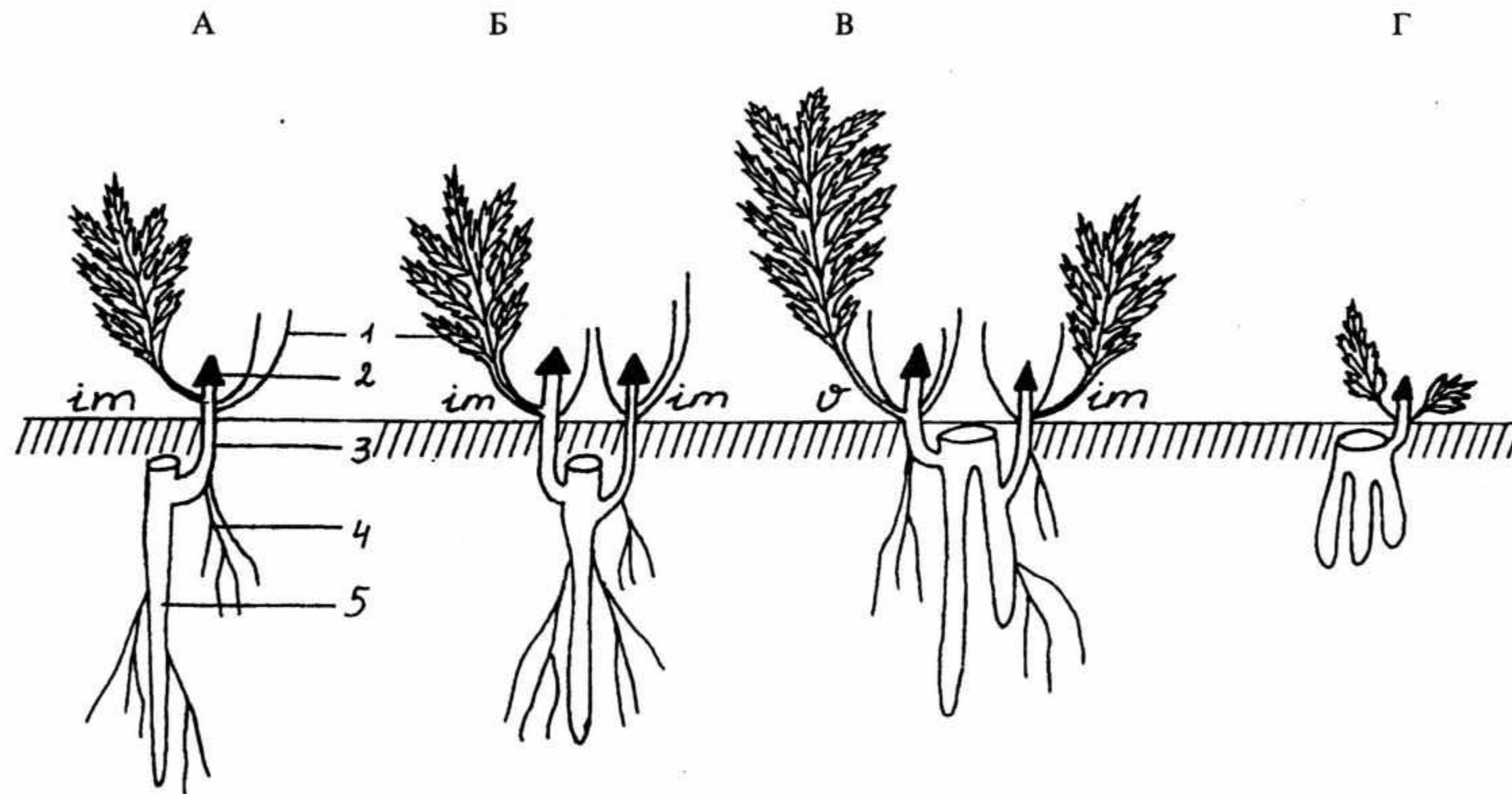


Рис. 2. Возможные варианты формирования корневых отпрысков у лапчатки гусиной. Вегетативное возобновление (А); вегетативное возобновление с последующим размножением одновозрастными партикулами (Б); разновозрастными (В); вегетативный спад (Г): 1 — взрослые листья и их схематичное изображение; 2 — конус нарастания; 3 — восходящее корневище дочерней розетки; 4 — придаточный корень; 5 — корень материнской розетки

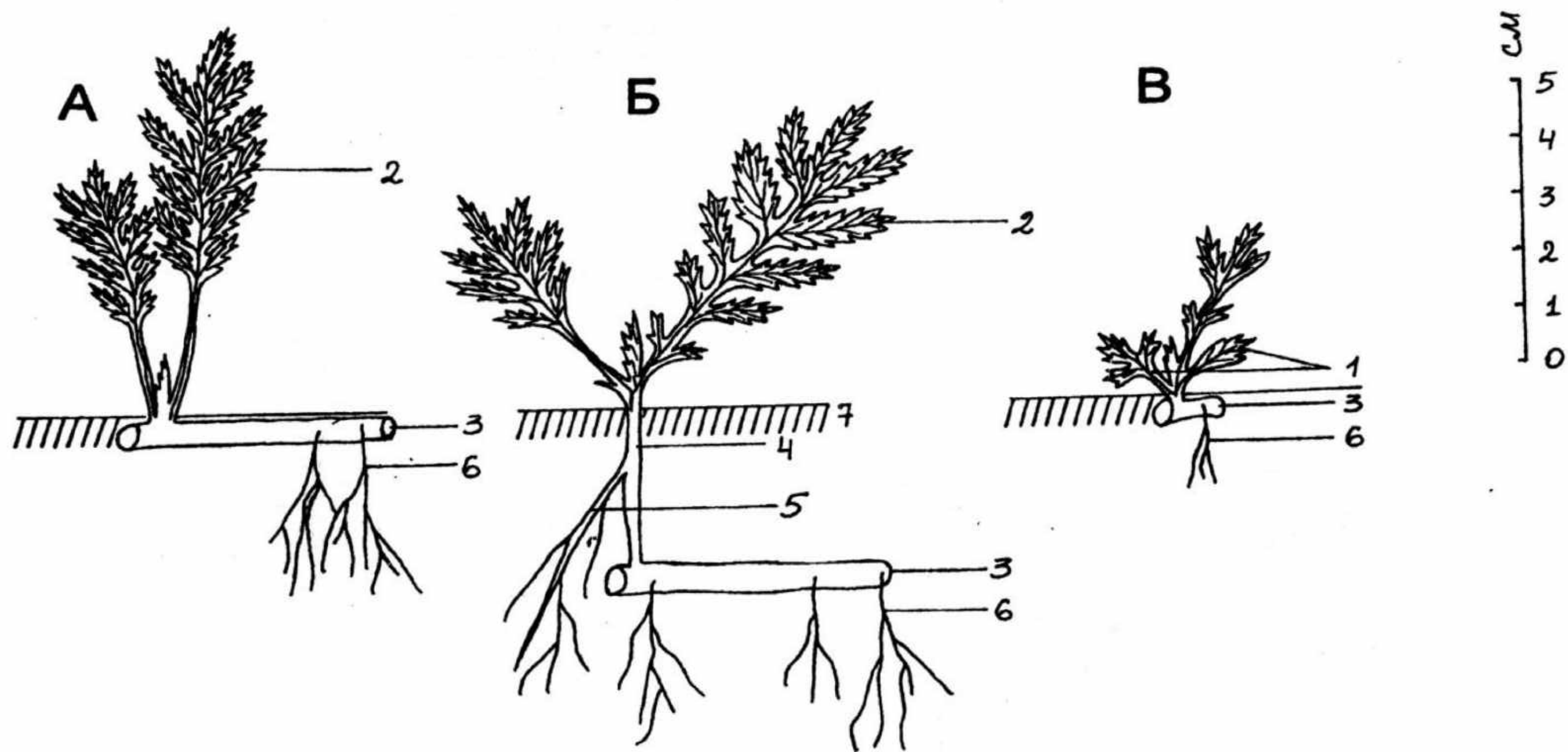


Рис. 3. Типы корневых черенков у лапчатки гусиной (А, Б, В): 1 — ювенильные листья, 2 — взрослые листья, 3 — корень материнской особи, 4 — восходящее корневище, 5 — придаточный корень, 6 — боковые корни, 7 — уровень почвы

По мнению ряда авторов [Кот, Имери, Дор, цит. по Кондратьевой-Мельвиль, 17], приживаемость корневых черенков и в целом способность к восстановлению утраченных органов зависит от физиологического состояния растений. Регенерация в период цветения сильно падает (до 80%), вследствие того, что большая часть ростовых веществ оттягивается к цветкам. Регенерационная способность увеличивается при созревании плодов, а также весной до цветения. Кроме того, чем моложе растение, тем оно более способно к размножению корневыми отпрысками и черенками [20].

Чтобы убедиться в этом, провели эксперимент. В июле в естественных условиях срезали надземную часть у 10 особей каждого возрастного состояния лапчатки гусиной и через 2 недели выкопали их. То же самое повторили в сентябре. Результаты оказались следующими. Ювенильные и сенильные растения никогда не образуют на корнях дочерних розеток, im, v и g1 особи независимо от времени эксперимента формируют по несколько корневых отпрысков (от 2 до 5). У средневозрастных и старых генеративных растений после обрезки до начала цветения образуется по одной розетке, то есть происходит просто вегетативное восстановление, без последующего размножения. После обрезки осенью средневозрастные генеративные особи сохраняют способность к восстановлению вегетативной сферы, а старые генеративные погибают, по-видимому исчерпав весь свой жизненный потенциал.

Делая анатомические срезы установили, что у лапчатки гусиной возможно расщепление стержневого корня вдоль сердцевинных лучей. Этот процесс идет вверх по стеблю и приводит к распаду надземной части материнского растения, в результате чего у *P. anserina* происходит партикуляция в узком смысле ее значения. Данный способ вегетативного размножения не представляет большой значимости для ЦП вида, так как происходит крайне редко и не приводит к значительному увеличению числа особей.

Таким образом, особи лапчатки гусиной всех возрастных состояний (за исключением ювенильных и сенильных) способны формировать корневые отпрыски. На корне материнского растения образуется одна или несколько дочерних розеток, как правило омоложенных на 1–2 возрастных состояния. Если в результате явления корнеотпрысковости образуется только одна дочерняя розетка, то это вегетативное возобновление, сопровождающееся омоложением. Если их образуется две и более, то вегетативное возобновление сопровождается вегетативным размножением. После того, как отомрет корень материнской розетки, дочерние обособляются и проходят частные онтогенезы. Материнская особь прекращает свое существование.

ЛИТЕРАТУРА

1. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
2. Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии. 1959. Т. 6. Вып. 5. С. 3–37.
3. Серебрякова Т. Г. Морфология побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с.
4. Серебрякова Т. И. Об основных архитектурных моделях травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–118.
5. Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.
6. Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений. М.: Прометей, 1994. С. 18–19.
7. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений луговых ценозов // Геоботаника. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 3–240.

8. Уранов А. А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. наука, 1975. № 2. С. 7–34.
9. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова И. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 13–43.
10. Раменский Л. Г., Цаценкин И. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472с.
11. Воронова О. Г., Донскова А. А. Особенности морфологической структуры лапчатки гусиной (*Potentilla anserina* L.) в зависимости от степени увлажнения субстрата // Тр. Межд. конф. по анатомии и морфологии растений. С.-Петербург: Диада, 1997. С. 239–240.
12. Гатцук Л. Е. Опыт сопоставления макроморфологических признаков и динамики ценопопуляций // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 10–22.
13. Высоцкий Г. Н. О некоторых формах корнеотпрыскового возобновления и разрастания // Труды с.-г. ботаники. Вып. 1–2. Харьков, 1926. С. 68–83.
14. Лебедев В. П., Беляева М. А., Соловьева И. С. Онтогенез корневых отпрысков *Rumex acetosella* (Poligonaceae) // Бот. журн., 1991. Т. 76. №2. С. 260–265.
15. Михайловская И. С. Корни и корневые системы. Научно — методическое пособие для слушателей ФПК. М.: Изд-во МПГУ им. В. И. Ленина, 1981. 135с.
16. Шалыт М. С. Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 163–205.
17. Кондратьева-Мельвиль Е. А. Образование корневых отпрысков у некоторых травянистых двудольных // Вестник ЛГУ, серия биол. 1957. № 3. С. 22–37.
18. Юрцев Б. А. Особенности новообразований и стадийного развития придаточных почек и побегов у многолетних травянистых и древесных растений // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1955. Т. 32. Вып. 1. С. 72–84.
19. Снаговская М. С. Возрастные состояния люцерны желтой // Уч. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1965. С. 46–57.
20. Правдин Л. Ф. Вегетативное размножение растений. М.: Наука, 1938. 230 с.

Ольга Геннадиевна ВОРОНОВА —
 доцент кафедры ботаники
 и биотехнологии растений
 биологического факультета,
 кандидат биологических наук,
Дмитрий Римович ХАМИТОВ —
 учащийся II класса
 Академической гимназии ТГУ

УДК 582. 32

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛИШАЙНИКОВ И МХОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА КУЧАК

АННОТАЦИЯ. Цель данной работы — изучение видового разнообразия лишайников и мхов окрестностей озера Кучак. Проведен систематический анализ определенных видов. Дана характеристика наиболее часто встречающихся семейств.

The aim of this work is to study various kinds of mosses in the vicinity of Cuchak Lake. A systematic analysis of special kinds was carried out together with the characteristic to the most frequently observed families.