

Пути морфологических преобразований жизненных форм у представителей рода *Androsace* L.

Ways of morphological transformations of life forms in representatives of the genus *Androsace* L.

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: nvlubeznova@gmail.com

Lomonosov's Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. В нашей работе были исследованы растения рода *Androsace* L. разных жизненных форм: однолетние, озимые, двулетние, многолетние дерновинные и растения- подушки. Была изучена схема ветвления всех жизненных форм. Изначальной была признана жизненная форма двулетнего растения. Построены возможные схемы преобразования от исходной жизненной формы двулетника через озимую к однолетнику и через многолетнюю дерновинную жизненную форму к растению- подушке.

Ключевые слова. Двулетники, жизненные формы, морфологические преобразования, растения-подушки *Androsace*.

Summary. In our work, we investigated plants of the genus *Androsace* L. of different life forms: annual, winter crops, biennial, perennial, and cushion plants. The branch pattern has been studied in all life forms. The ancestor life form was the form of a biennial plant. Possible transformation schemes from the ancestral form through the winter crops to the annual and through the perennial to the plant cushion are constructed.

Key words. *Androsace*, biennials, life forms, morphological transformations, plant cushion.

Расселяясь и приспосабливаясь к новым местам обитания, растения часто изменяют свою морфологическую и анатомическую структуру. Переход от многолетней к однолетней жизненной форме встречается чаще, обратная трансформация бывает очень редко, так как у однолетников обычно утрачена многолетняя работа камбия. Наша работа по изучению морфологии и анатомии многолетних дерновинных видов *Androsace* L. показала, что эти виды происходили от малолетних предков (Любезнова, 2017). У многолетних видов отсутствовало утолщение многолетних осевых органов. Исследовав наиболее распространенные малолетние особи, мы составили схему наиболее вероятных морфологических преобразований в роде *Androsace*.

Результаты секвенирования ITS последовательностей пластидного генома показали, что род *Androsace* в широком смысле является монофилетической группой (Schneeweiss et al., 2004; Boucher et al., 2012), а разделение на несколько родов являлось неправильным. Монофилетический род распадается на две большие клады, одна распространена в Европе, северо-востоке Азии и северо-западе Америки, другая – в Центральной Азии, включая Тибет (Boucher et al., 2012; Roquet et al., 2013). С. Roquet et al. (2013) считают, что предки современных *Androsace* сначала расселились в Европу, а потом по северу Азии в Америку. Логичнее из полученных данных считать, что по Евразии виды *Androsace* расселились двумя волнами. Первая волна, давшая начало европейско-американской кладе, начала распространяться в раннем миоцене, в среднем дошла до Европы, в позднем – до Америки. Последующее оледенение вызвало дизъюнкцию ареала, а также образование новых видов. После последнего оледенения последовала вторая волна распространения видов, уже принадлежащих к азиатской кладе (Roquet et al.,

2013). Интересно, что у всех авторов (Boucher et al., 2012; Roquet et al., 2013) получилось, что в основании древа находятся малолетники, а дерновинные и жизненные формы подушки произошли от них при освоении высокогорных и арктических областей. Также исследования показали, что морфологические и анатомические признаки недостаточны для составления адекватной классификации рода, и нередко в один вид объединяют похожих представителей и евро-американской, и азиатской клады. Как в *Androsace lechmaniana* Spreng. объединяют растения с Кавказа, Средней Азии, Саян и *Androsace triflora* Adams, который входит в евро-американскую кладу и очень близок к виду *Douglasia ochotensis* (Willd. ex Roem. et Schult.) Hult.

Androsace capitata Willd. ex Roem. et Schult. был собран нами у подножия Ключевской сопки на гераниево-копеечниковых лугах (*Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz. et Thell. – *Geranium erianthum* DC.), и на склоне гребня рядом с зарослями карликовой ивы – *Salix tschuktschorum* A. Skvorts. в 2013 г. *Androsace villosa* L. был собран в 2009 г. на каменистых выступах на южном склоне по борту перевала Аишхо (верховья реки Пслух), на границе альпийского и субальпийских поясов (около 1800 м над ур. моря). *Androsace albana* Stev. – в 2004 и 2005 гг. на альпийских лишайниковых пустошах, расположенных на южном склоне г. Малая Хатипара в Тебердинском заповеднике на высоте 2800 м над ур. м. *Androsace septentrionales* L. – в конце мая в 2016 г. на базе отдыха "Чемальская лагуна" по правому берегу р. Катунь. *Androsace maxima* L. – в конце мая в 2016 г. по правому берегу р. Катунь на 5 км выше с. Чемал, и в 2018 г. в окрестностях п. Первомайский, западный Алтай. *Androsace lactiflora* Pall. – в конце мая в 2018 г. в окрестностях п. Первомайский, западный Алтай. *Androsace filiformis* Retz. – в Подмосковье в 2007 г. Был просмотрен гербарий Московского университета для статистической проверки построенных схем, а также еще виды *Androsace elongata* L., *Douglasia arctica* Hook. *Douglasia ochotensis* (Willd. ex Roem. et Schult.) Hult.

Собранный материал был зафиксирован в смеси спирта, глицерина и воды в пропорции (1:1:1). Морфологическую и анатомическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС – 1 и микроскопа Биолам-70 и AxioPlan 2 imaging с программой Axiovision 15.0. Для выявления лигнина использовали реакцию флороглюцина с концентрированной соляной кислотой.

Первые *Androsace*, по-видимому, были двулетниками, но сначала мы рассмотрим схему ветвления однолетних форм, так как она является простой частью схемы ветвления у двулетников (рис. 2а-с). У всех исследованных озимых и однолетних форм существует одинаковый тип ветвления. В виргинильном периоде формируется розетка листьев разной величины в зависимости от вида и благоприятности условий в месте произрастания данной особи. При сильном апикальном доминировании вегетативная розетка не ветвится, и в пазухах листьев почки не образуются. При переходе в генеративное возрастное состояние апикальная меристема начинает формировать соцветие (рис. 1а), и апикальное доминирование снимается. Для всех видов *Androsace* характерно супротивное листорасположение. В пазухах листьев начинают формироваться почки с пазушными соцветиями. Наиболее развитые почки в пазухах верхней пары листьев, у второй пары развиваются реже. Почки остальных розеточных листьев подавляются. Пазушное соцветие II порядка имеет розетку из двух листьев и соцветие (рис. 1в). В благоприятных условиях ветвление продолжается, и новые соцветия III порядка формируются в пазушных листьях боковых соцветий II порядка и образуют розетку из пары листьев и соцветие III порядка (рис. 1с). Подобный тип ветвления характерен для *Androsace elongata*, *Androsace filiformis*, *Androsace maxima* и *Androsace septentrionales*. В экстремальных условиях, например, у особи *Androsace maxima*, у которой были съедены пасущимися животными апикальное и боковые соцветия двух верхних пар листьев, наблюдалось раскрытие почек в пазухах нижних пар листьев основной розетки. У этого растения пошли в рост пазушные почки более низких пар листьев и образовали соцветия с розетками листьев в основании, которые в свою очередь ветвились по схеме, представленной выше.

У двулетних видов переход в генеративное возрастное состояние происходит осенью, и тогда же снимается апикальное доминирование. Под зиму растение уходит с зачаточной розеткой вегетативных листьев, апикальным соцветием и двумя или более зачаточными розетками в пазухе верхней пары листьев первого года роста, в благоприятных условиях – у второй пары тоже. На следующий (рис. 2а) год у растения формируется 3–5 розеток листьев и верхушечное соцветие в каждой. Последующее образование в каждой розетке соцветий II порядка происходит так же, как у однолетних особей. Подобная

схема ветвления характерна для *Androsace lactiflora* и наблюдалась нами у крупных особей *Androsace septentrionales*, выросших в особо благоприятных условиях. При приспособлении к более аридным или холодным условиям происходило сокращение продолжительности жизненного цикла до озимых (рис. 2в) и однолетних (рис. 2с) форм. При этом ветвление упрощалось до одной розетки.

Преобразование в многолетние формы, которые живут в холодных условиях высокогорий и высоких широт Арктики, шло двумя разными путями. В первом случае жизненная форма монокарпика во многом сохранялась, как у *Androsace albana* вида высокогорных пустошей северо-западного Кавказа детально нами исследованного (Любезнова, 2015). У него виргинильная фаза развития может длиться до 7 лет, в зависимости от благоприятности микроусловий в которые попала конкретная особь. В генеративное возрастное состояние растение переходит осенью, заложив новую розетку листьев будущего года. Весной, после разворачивания заложивших вегетативных листьев, у него трогаются в рост все почки у всех листьев в розетке, и число боковых соцветий определяется мощностью растения (рис. 2d). Чем дальше от апикального соцветия расположена пара листьев, тем больше в основании бокового соцветия II порядка формируется пар листьев и меньше – цветков (рис. 2d). Боковые почки у соцветий II порядка в пазухах верхней пары листьев формируются, но их развитие тормозится.

Во втором случае при переходе к многолетнему образу жизни происходила более кардинальная перестройка жизненной формы и смена ритмов развития (Любезнова, 2017). Мы видим частичное ослабление апикального доминирования и удлинение жизни апикальной меристемы, кроме того, растения становятся поликарпичными и после цветения не отмирают. Ветвление происходит ежегодно, но боковые побеги остаются вегетативными, как и апикальная меристема, которая дает две генерации листьев в год: первая гомологична весенней розетке листьев у однолетних форм, вторая – соцветию, где цветки не развиваются, а прилистники становятся нормальными листьями (рис. 2е). Боковые побеги образуются тоже только в определенном месте, там, где должны быть боковые соцветия в пазухах верхней пары листьев (рис. 2е). В зависимости от условий обитания у *Androsace capitata* менялись число и длина удлинённых междоузлий (Любезнова, 2017). У *Androsace villosa* и удлинённые междоузлия часто были только у боковых розеток. Соцветие у такой жизненной формы образуется не каждый год, оно только апикальное, и число цветков в нем сильно снижено – обычно не более четырех. В арктических условиях удлинённые междоузлия исчезают (рис. 2f), и формируется растение-подушка, как *Douglasia ochotensis*. Цветок тоже остается один, причем в северных районах – на Чукотке он сидячий, в более южных формируется цветоножка до 1 см длиной. У F. C. Boucher с соавторами (2012) получилось, что время перехода от двулетних форм к многолетним было вдвое больше, чем перехода от многолетних к подушкам, что оправдано, так как морфологические перестройки при возникновении подушки минимальны.

Отсутствие работы камбия и невозможности многолетнего вторичного утолщения корней и корневищ создает определенные проблемы при поддержании целостности организма. У многолетних форм в удлинённых вегетативных междоузлиях по сравнению с цветоносами наблюдается уменьшение просвета сердцевин, "сползание" пучков и слияние их флоэм (рис. 4), таким образом образуется узкий мелкоклеточный центральный цилиндр в корневище. Кроме того, у него одревесневают три слоя паренхимы под эпидермисом (рис. 4), создавая аналог перидермы. У дерновинных форм происходит полегание и укоренение розеток. Образование новых придаточных корней обеспечивает автономность частей организма и независимость при разрушении старых корневищ. У подушковидных форм должен сохраняться "главный стебель," иначе подушка развалится на части. И выход был найден. Придаточные корни прорастают под одревесневшим эпидермисом с подстилающими слоями в пространстве разрушенной первичной коры стволика подушки и выходят в стороны уже в почве, обеспечивая целостность стволика подушки (рис. 3). В подтверждении этой теории гербарии нами был найден экземпляр *Douglasia arctica* с разорванным эпидермисом стволика, где видно, что под толстой одревесневшей коричневой корой находится пучок белых корней (рис. 3).

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы «Изучение закономерностей морфогенеза и формирования элементов продуктивности под влиянием факторов внешней среды; разработка принципов морфофизиологической классификации растений» № АААА-А16-116021660105-3.

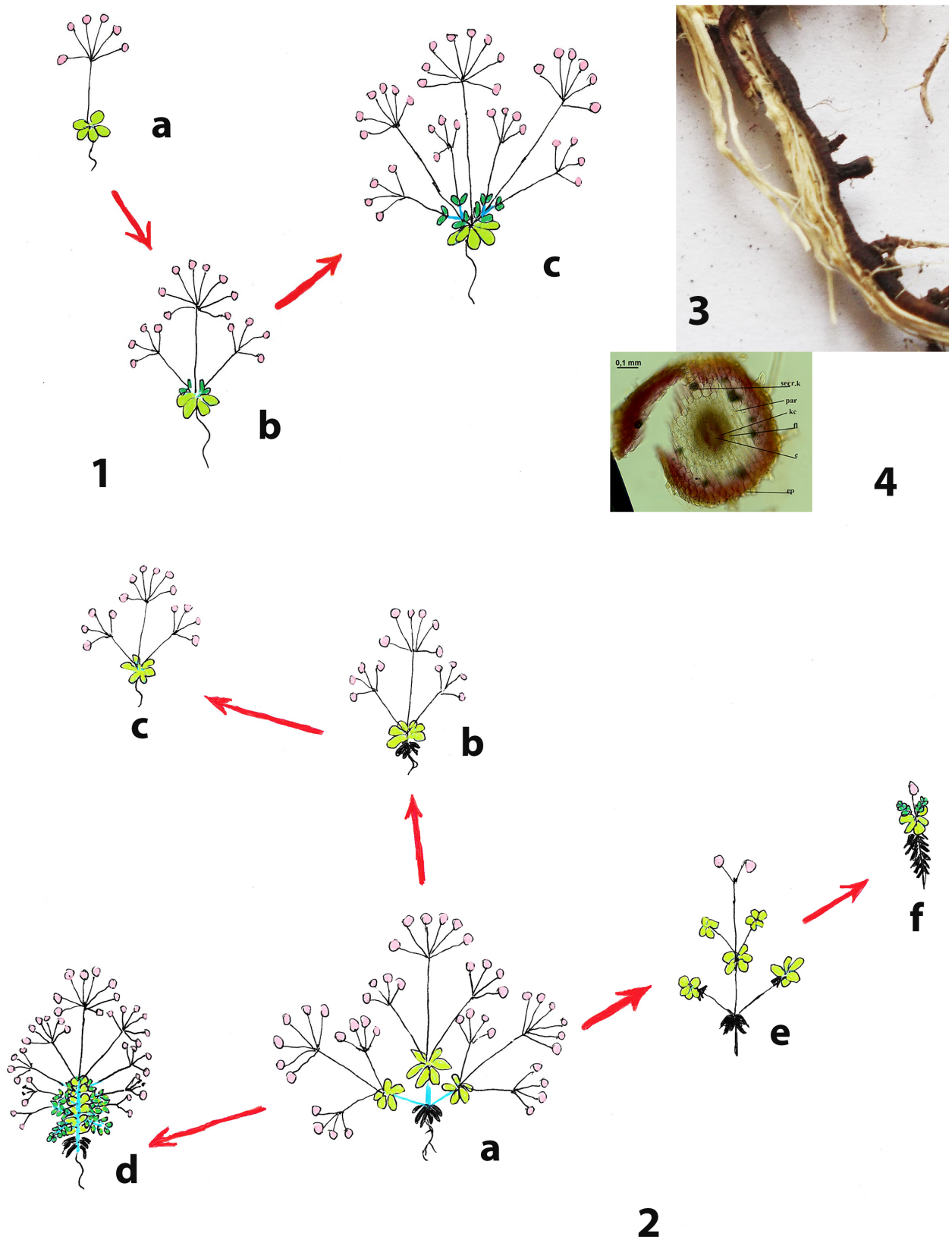


Рис. 1 – схема ветвления однолетнего растения рода *Androsace*; 2 – Схема преобразования жизненных форм у видов рода *Androsace*; 3 – фотография стволлика *Douglasia arctica* Hook с разорванным эпидермисом; 4 – поперечный срез удлиненного междоузлия *A. capitata*. ep – эпидермис, kc – ксилема, fl – флоэма, c – сердцевина, par – паренхима коры, secr.k – секреторный канал.

ЛИТЕРАТУРА

Любезнова Н. В. Особенности морфологического строения генеративных особей *Androsace albana* Stev. // Фундаментальные и прикладные научные исследования / Сборник статей Междунар. науч.-практ. конф. (Екатеринбург, 5 ноября 2015 г.). – Уфа: Аэтерна, 2015. – Т. 3. – С. 72–76.

Любезнова Н. В. Анатомия, морфология и жизненная форма многолетних *Androsace* L. // Сборник научных статей по материалам XVI Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 5 – 8 июня 2017 г.). – Барнаул, Изд-во Алтайского гос. ун-та, 2017. – Т. 16. – С. 131–134.

Boucher F.C., Thuiller W., Roquet C., Douzet R., Aubert S., Alvarez N., Lavergne S. Reconstructing the origins of high-alpine niches and cushion life form in the genus *Androsace* s.l. (Primulaceae) // *Evolution*, 2012. – V. 66. – P. 1255–1268.

Roquet C, Boucher FC, Thuiller W, Lavergne S. Replicated radiations of the alpine genus *Androsace* (Primulaceae) driven by range expansion and convergent key innovations // *J. Biogeography*, 2013. – V. 40 (10). – P. 1874–1886.

Schneeweiss G. M., Schönswetter P., Kelso S., Niklfeld H. Complex Biogeographic Patterns in *Androsace* (Primulaceae) and Related Genera: Evidence from Phylogenetic Analyses of Nuclear Internal Transcribed Spacer and Plastid *trnL-F* Sequences // *Systematic Biology*, 2004. – V. 53, № 6. – P. 856–876.