

Габитуальные формы *Diapensia lapponica* L. и *Diapensia obovata* (F. Schmidt) Nakai (Diapensiaceae Lindl.)

Habitual forms *Diapensia lapponica* L. and *Diapensia obovata* (F. Schmidt) Nakai (Diapensiaceae Lindl.)

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. Два викарирующих вида *Diapensia lapponica* L. и *Diapensia obovata* (F. Schmidt) Nakai некоторыми исследователями объединяются в один вид и рассматриваются как подвиды. Цель работы выявить различия в морфологии и прохождении онтогенеза. Европейская популяция *D. lapponica* и азиатская *D. obovata* схожи в прохождении ранних стадий онтогенеза. Основные различия заключаются в характере побегообразования и прохождении остальных стадий онтогенеза. *D. lapponica* сохраняет всю жизнь главный стержневой корень и укороченные побеги. Образование удлиненных побегов и хорошо функционирующих придаточных корней на дистальных частях растений у них утрачено. Особь погибает вместе с отмиранием главного корня. У *D. obovata* формируются три типа побегов: розеточный, удлиненный и полурозеточный с розеткой в дистальной части побега (аналог побега с удлиненным гипогеемным корневищем у злаков). Удлиненные полурозеточные побеги активно укореняются и несут спящие почки возобновления. При отмирании главного корня растение продолжает свой онтогенез. Бывшие некогда одним видом растения постепенно накапливают отличия в морфогенезе и онтогенезе.

Ключевые слова. Габитус, жизненная форма, морфологическое строение, онтогенез, побегообразование.

Summary. Two vicarious species, *Diapensia lapponica* L. and *Diapensia obovata* (F. Schmidt) Nakai, are combined into a single species by some researchers and considered subspecies. The aim of this study was to identify differences in morphology and ontogenesis. The European population of *D. lapponica* and the Asian *D. obovata* are similar in their early stages of ontogenesis. The main differences lie in the nature of shoot formation and the progression through the remaining stages of ontogenesis. *D. lapponica* retains its main taproot and shortened shoots throughout its life. The formation of elongated shoots and well-functioning adventitious roots on distal parts of the plant was lost. The plant dies with the death of the main root. *D. obovata* produces three types of shoots: rosette, elongated (with evenly spaced internodes), and semi-rosette with a rosette at the distal end of the shoot (analogous to the elongated hypogean rhizome shoot in cereals). Elongated semi-rosette shoots actively root and bear dormant resumption buds. When the main root dies, the plant continues its ontogenesis. Plants that were once a single species gradually accumulate morphological and ontogenetic differences.

Key words. Habitus, life form, morphological structure, ontogenesis, shoot formation.

Diapensia lapponica L. и *Diapensia obovata* (F. Schmidt) Nakai викарирующие виды с интересным распространением: у *D. lapponica* север Евразии до устья Оби и восток Северной Америки. *D. obovata* обитает: Арктическая Сибирь к востоку от Енисея до Тихого океана, Восточная Сибирь, Дальний Восток, Япония, Берингия в Америке (Шишкин, 1952). Что касается таксономического статуса, то два арктических вида *Diapensia* являются сестринскими по отношению к видам, распространенным в Гималаях, по некоторым маркерам пластидной и ядерной ДНК (Gaynor et al., 2020; Jian-Fei Ye et al., 2020). Для них характерны приспособления к более холодным и сухим местообитаниям и к снижению средней температуры в сравнении с остальной частью семейства (Gaynor et al., 2020). Приспособление к более низким температурам может способствовать расширению их ареала, поскольку было замечено, что снег и лед помогают распространению семян у этих видов (Day, Scott, 1981). *D. obovata* в последнее время частью систематиков рассматривается как *D. lapponica* ssp. *obovata* (F. Schmidt) Hultén (Малышев, 1997), азиатские систематики считают их разными видами (Kozhevnikov et al., 2019; Gaynor et al., 2020, Jian-Fei Ye et al., 2020).

Для морфологического анализа были собраны растения *D. lapponica* в следующих точках: Хибинские горы, склон горы Кукисвумчорр на высоте 700–800 м над ур. м., 2018 г.; Ловозерские горы (сбор профессора Н. В. Василевской) в 2008 г.; *D. obovata*: Камчатский полуостров, подножие Ключевской сопки, по берегу временного водотока 2013 г. Материал фиксировали в этиловом спирте.

Оба вида *Diapensia* – многолетние вечнозеленые кустарнички с кожистыми листьями. Их семена прорастали на следующий год после созревания, для этого им были необходимы стратификация отрицательными температурами и длинный день (Densmore, 1997). При прорастании эпикотель и гипокотель оставались укороченными, вынос над поверхностью почвы осуществлялся за счет корня. Первое ветвление происходило на второй год жизни растения из почек в пазухе семядолей и первого настоящего листа (или двух первых). У *D. lapponica* на первом приросте формировались 3 (редко 4) боковых побега, которые вместе со «стволиком», образованным главным корнем и переходной зоной к побегу, составляли основу скелетной структуры растения. Главный корень сохранялся всю жизнь растения, был расположен вертикально или лежал горизонтально в зависимости от глубины расположения камней в почве (рис. 1А, В). Он вторично утолщался и ветвился. Придаточные корни формировались в основании побегов второго порядка, где происходило первое ветвление. Годичный прирост включал от 6 до 18 листьев в зависимости от мощности побега. На побеге сохранялось еще примерно 30 отмерших листьев – 2 прироста (рис. 1С), потом они осыпались и на вторично утолщающемся побеге еще год были заметны листовые следы. На зиму листья краснели иногда до темно-бордового цвета (рис. 1Е), но не отмирали. Расцветка зависела от величины инсоляции в августе-сентябре и расположения растения (в тени окраска была менее интенсивная вплоть до темно-зеленой). Во Флоре СССР (Шишкин, 1952) осенняя окраска рассматривалась как систематический признак между двумя видами, но он не был подтвержден наблюдениями. Пигменты разрушались ко времени цветения, и листья снова становились зелеными. За лето они постепенно отмирали, начиная с нижних листьев. Отмершие листья становились темно-серыми или почти белыми (рис. 1Н). В генеративное возрастное состояние особи переходили на третий год жизни. Цветок закладывался на мощных побегах (с 16–18 листьями) летом предыдущего года и к началу августа был заложен полностью. Крупная почка имела 5 колпачковых примордиев, исполняющих функцию почечных чешуй, 5 зачаточных примордиев с зубчатым краем (будущая чашечка), 5 округлых лепестков, тычинки и гинецей. Весной цветочные почки начинали разворачиваться сразу после схода снега, когда листья были еще ярко-красные. Из 5 колпачковых примордиев 2–3 верхних становились прицветниками, 2–3 оставались в розетке листьев, которая отмирала ко времени опыления. Во время плодоношения на генеративных побегах трогались в рост почки прироста предыдущего года. Обычно разворачивалось 3 почки, но могло быть и меньше. На вегетативных побегах боковые почки распускались также на прошлогодних участках обычно по одной в год. В зависимости от условий произрастания конкретной особи при одной архитектурной модели они формировали различные габитуальные формы.

Первая габитуальная форма появлялась, когда растение произрастало на открытом нарушенном пространстве, где были уничтожены все растения. После дождей или при таянии снегового покрова в таких местах стекали потоки воды, несущие глину песок и мелкие камушки. *D. lapponica* формировала полусферическую плотную подушку с минимально удлиненными годичными приростами (рис. 1А, Е). Внутренняя часть подушки была заполнена почвой, которую растения удерживали придаточными корнями и побегами с жесткими листьями. Также такая форма формировалась на скалах с небольшим почвенным слоем (рис. 1Е). Внутри долго сохранялись отмершие листья. Такие подушки редко вырастали больше 4 × 4 см в диаметре. У них первое ветвление происходило на второй год на главном побеге – формировалось по 3 боковых побега, на третий год происходило следующее ветвление на побегах второго года жизни без перехода в генеративное возрастное состояние. Длина годичного прироста апикального побега составляла 0,3 см, длина листьев также была 0,3 см. Длина годичного прироста боковых ветвей составляла 0,5–0,7 см, длина листьев у них – от 1 до 1,5 см. Ширина листа составляла 1–1,5 мм в зависимости от освещенности. Самые нижние боковые побеги растут у поверхности почвы, их листья изгибаются к свету и в одной розетке нижние по положению листья были более длинными (рис. 1А, Е). Цветение происходило не ранее четвертого года жизни.

Вторая габитуальная форма образовывалась, когда *D. lapponica* произрастала в сомкнутом сообществе среди других растений. При этом формировалась плотная плоская поверхность за счет кожистых живых листьев и долго не разлагающихся верхних листьев отмерших побегов (рис. 1В, F, Н).

В ней встречались побеги других растений и одиночные веточки мхов рода *Polytrichum* Hedw. Первое ветвление происходило на второй год – формировалось три боковых побега. Во второй раз растения ветвились на четвертый год на приросте третьего года жизни после первого цветения. Длина годовичного прироста апикального побега составляла 0,3 см, длина листьев была 0,3 см. Длина годовичного прироста боковых ветвей составляла 0,5–0,7 см, длина листьев у них – от 1 до 1,2 см.

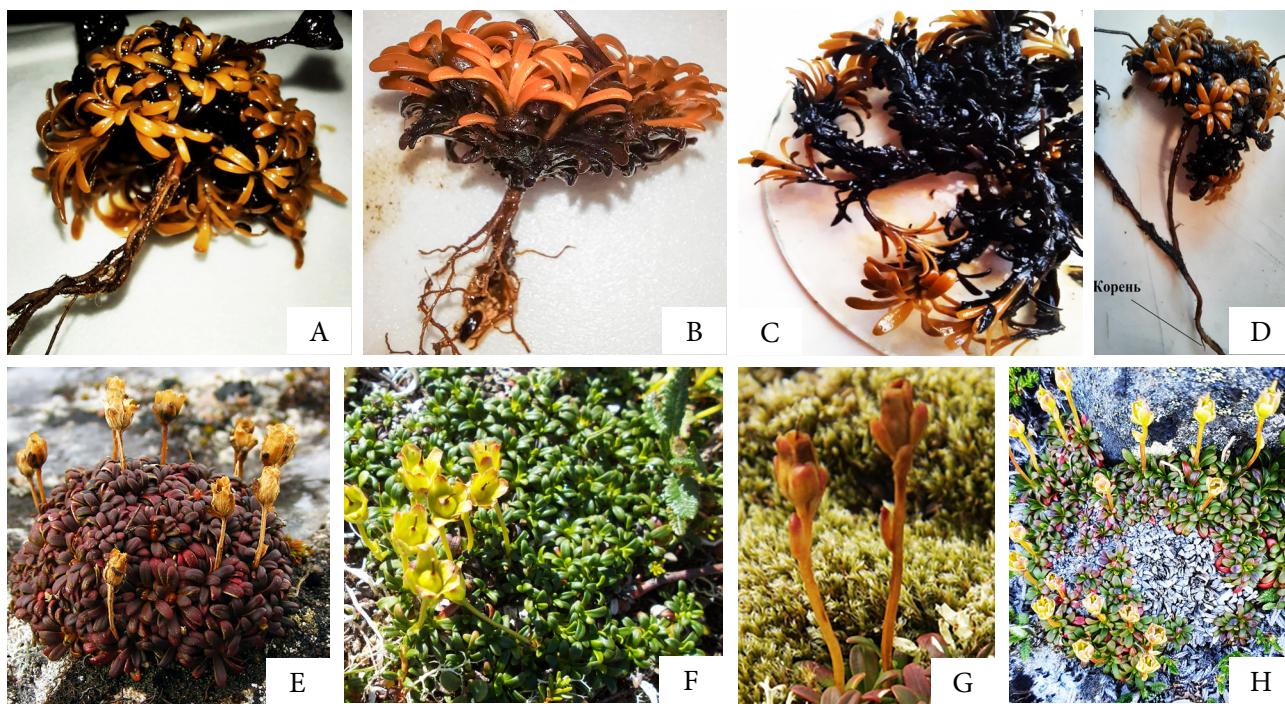


Рис. 1. Габитуальные формы *Diapensia lapponica* L. Условные обозначения: А – первая габитуальная форма, Е – она же на фото Евгения Берестовского (Opredelitel rasteniy on-line. URL: <https://www.plantarium.ru/>), В, F – вторая габитуальная форма, С – третья габитуальная форма, G – она же на фото (iNaturalist. URL: <https://www.inaturalist.org/observations/327606786>), D – третья габитуальная форма при выходе побегов за границы куртины мха, H – сохранение формы при отмирании части побегов (iNaturalist. URL: <https://www.inaturalist.org/observations/297841229>).

Третья габитуальная форма формировалась, когда растение прорастало в моховой куртине *Racomitrium sudeticum* (Funck) Bruch et Schimp. Побеги были погружены в мох, выступали только вегетирующие розетки, *D. lapponica* не формировала сомкнутую крону (рис. 1C, G). Первое ветвление происходило на второй год, при нем формировалось три боковых побега. Второй раз растения ветвились на четвертый год на приросте третьего года жизни после первого цветения всех побегов. Впоследствии цвели 1–2 побега – реже, чем другие габитуальные формы. У молодых растений величина годового прироста всех побегов составляла 1 см, длина листа 1,5 см. Междоузлия более раздвинуты, число листьев на приросте 10–16. У растения в моховой куртине мы наблюдали двулетний вегетативный побег, распустившийся из спящей почки возобновления, у которого междоузлия были еще больше раздвинуты (их длина составила 0,5 мм), а листья были узкие, почти игольчатые. На дистальной части побега пластинка листа расширялась почти как у розеточных побегов. На многолетних вторично утолщающихся побегах, лежащих в моховой куртине, иногда формировались придаточные корни, но тонкие, короткие (2–3 мм) и в единичном числе (рис. 1D). У старых растений побеги далеко расходились от родительского стволика, часть побегов отмирала. Когда побеги выходили за пределы куртины мха, то там формировали небольшие плоские подушки по типу второй габитуальной формы (рис. 1D). У таких подушек уменьшалась до 0,5 см длина прироста, число листьев в розетке, длина листа составляла 0,3–0,5 см, возможно, минеральных веществ на всех в таком растении не хватало.

Благодаря отсутствию придаточных корней на приростах третьего и старше лет жизни особи *D. lapponica* жили до тех пор, пока оставался живым главный корень. У первой габитуальной формы наблюдалось два порядка ветвления без перехода особи в генеративное возрастное состояние. Это позволяло особям довольно быстро сформировать полушарообразную форму, после чего они переходили

ли к цветению, которое было самым обильным среди всех габитуальных форм. Продолжительность жизни была наименьшей: когда отмирали апикальные побеги, кожистые листья какое-то время сохранялись, позволяя поддерживать общий контур (рис. 1Н), но при его распадении растение быстро отмирало. Особи второй и третьей габитуальных форм ветвились второй раз на год позже при переходе в генеративное возрастное состояние. У растений второй габитуальной формы была более продолжительная жизнь, плоскую поверхность поддерживать легче, и ее части могли оставаться живыми при распадении общего контура, поддерживая свои отдельные контура. Цветение их было обильным в отдельные годы и более скудным в другие. У особей третьей габитуальной формы не было необходимости поддерживать непрерывный контур: обитая в густой моховой дернине. Растения цвели еще менее обильно формируя 1–3 цветка в год. При выходе за границы моховой куртины они формировали плоские подушки второй габитуальной формы (рис. 1Д).

Diapensia obovata отличалась от *D. lapponica* формированием трех типов побегов. Первый тип составляли полурозеточные побеги похожие на полурозеточные побеги с удлинненным гипогеемным корневищем у злаков (Любезнова, 1998), но они развивались над поверхностью почвы, по мере роста ложась на нее (рис. 2А, В). Проксимальная часть побега несла удлиненные междуузлия с шиловидными листьями 1–2 мм длиной (рис. 2А, В), в средней части листья удлинялись до 6 мм (до 1,5 у крупных растений), к дистальному концу пластинка расширялась и на конце побега формировалась розетка из 3–4 обратнойцевидных листьев (рис. 2А, В). Их длина составляла 0,4–0,5 мм, ширина 2 мм. На следующий год побеги погружались в верхний слой почвы или оставались на поверхности, длина изученных годичных побегов составляла до 5 см. Укоренение происходило на следующий год, корни формировались по одному или группами, они вторично утолщались и обильно ветвились (рис. 2С). Стеблевая часть побега вторично утолщалась и несла на узлах удлиненной части спящие почки возобновления (рис. 2В), из которых образовывались удлиненные побеги через год или два. На следующий год на дистальной части побега распускались укороченные розеточные побеги (рис. 2А, В), которые на открытых солнечных местах формировали плоские подушки как у второй габитуальной формы *D. lapponica*. Во влажных местах и на теневых скалах вместо розеточных побегов образовывались удлиненные побеги. У них были равномерно удлинены все междуузлия, длина которых составляла 1–2 мм, ширина листа –

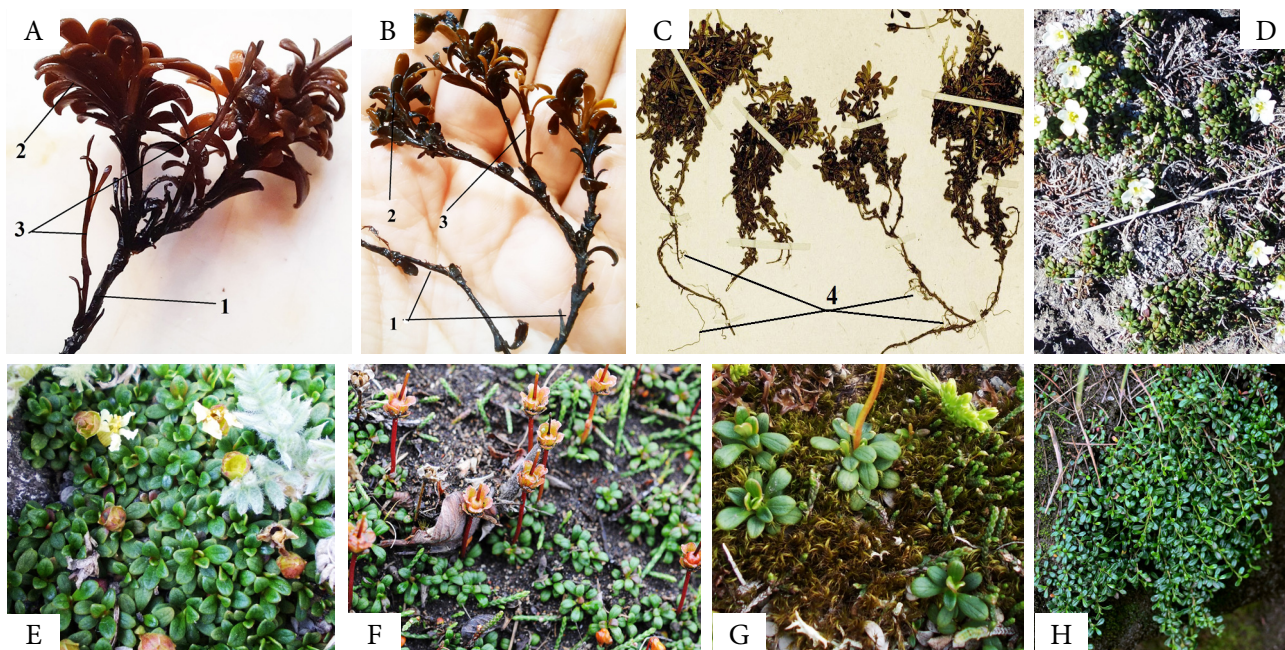


Рис. 2. Габитуальные формы *Diapensia obovata* (F. Schmidt) Nakai. Условные обозначения: А, В, С (URL: <https://plant.depo.msu.ru>) – части растения, D – растение после отмирания главного корня, E – первая габитуальная форма, F – вторая габитуальная форма на вулканической почве (iNaturalist. URL: <https://www.inaturalist.org/observations/2494422>) и G – в моховой куртине, H – третья габитуальная форма, фото Марины Скотниковой (Opredelitel rasteniy on-line. URL: <https://www.plantarium.ru>). 1 – удлиненные междуузлия полурозеточного побега, 2 – розеточный побег, 3 – распускающийся полурозеточный побег, 4 – придаточные корни.

1 мм (рис. 2Н). Начало онтогенеза у обоих видов протекало сходно, но у *D. obovata* в первое ветвление формировались побеги только в пазухе семядольных листьев, реже еще у первого настоящего листа. Сначала растение образовывало подушку по типу второй габитуальной формы. Удлиненные побеги начинали формироваться не ранее четвертого года жизни.

Diapensia obovata также формировала три габитуальных формы: первая сходна со второй габитуальной формой *D. lapponica* (рис. 2Е) и встречалась в высокогорных тундрах вместе с *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don и *Vaccinium vulcanorum* Kom., либо отдельно в расселинах камней. Вторая габитуальная форма встречалась там, где почвы неустойчивы (рис. 2F), а также в моховой куртине (рис. 2G). Растение формировало много длинных укореняющихся побегов, направленных в разные стороны. Третья – образовывалась на сильно затененных скалах, и особь состояла из множества удлиненных безрозеточных побегов (рис. 2Н).

Формирование удлиненных полурозеточных побегов явилось большим преимуществом для *D. obovata*. Оно заключается в том, что растение может быстрее разрастаться и осваивать соседние свободные пространства. Их укоренение удерживает части растения в легкой вулканической почве, при отмирании основного стволика части сохраняются живыми (рис. 2D). При этом сильно возрастает продолжительность жизни отдельной особи. Также у вида появилась возможность освоить не только плоские поверхности горных тундр, но и теневые скалы, крутые склоны и неустойчивые поверхности с легкоразмываемой почвой.

Нет сомнений, что изначально *D. lapponica* и *D. obovata* составляли один вид, но в данный момент их онтогенез различается, они имеют разную морфологическую форму, используют различные приспособления к окружающей среде. В исключительных случаях у *D. lapponica* еще возникают общие с *D. obovata* признаки, такие как удлиненный побег или придаточные корни, но уже слабо и не всегда полноценно. Удлиненные полурозеточные побеги с придаточными корнями позволили *D. obovata* освоить больше экологических ниш и значительно продвинуться на юг. Используя разные имеющиеся в генотипе морфологические типы побегов виды все дальше систематически расходятся.

Благодарности. Работа выполнена по теме госзадания Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова. Автор выражает признательность профессору Н. В. Василевской.

ЛИТЕРАТУРА

- Мальшиев Л. И.** Семейство Diapensiaceae – Диаспензевые // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1997. – Т. 11. – С. 29–30.
- Любезнова Н. В.** Биоморфологические особенности популяций *Agrostis vinealis* ssp. *planifolia* (C. Koch) Tzvel. (Poaceae), произрастающей в различных сообществах в Тебердинском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 1998. – Т. 103, вып. 4. – С. 34–40.
- Серегин А. П.** (ред.) Цифровой гербарий МГУ. – М.: МГУ, 2026. URL: <https://plant.depo.msu.ru/>.
- Шишкин Б. К.** Семейство Диаспензевые – Diapensiaceae Lindl. // Флора СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. – С. 106–109.
- Day R. T., Scott P. J.** Autecological aspects of *Diapensia lapponica* L. in Newfoundland // Rhodora, 1981. – Vol. 83. – P. 101–109.
- Densmore R. V.** Effect of day length on germination of seeds collected in Alaska // American Journal of Botany, 1997. – Vol. 84. – P. 274–278.
- Diapensia obovata** (F. Schmidt) Nakai // Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн атлас и определитель растений. URL: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/13213.html>
- Gaynor M. L., Chao-Nan Fu, Lian-Ming Gao, Li-Min Lu, Soltis D. E., Soltis P. S.** Biogeography and ecological niche evolution in Diapensiaceae inferred from phylogenetic analysis. // Journal of Systematics and Evolution, 2020. – Vol. 58, iss. 5. – P. 646–662. <https://doi.org/10.1111/jse.12646>
- Jian-Fei Ye, Yan-Ting Niu, Yan-Lei Feng, Bing Liu, Li-Si Hai, Jun Wen, Zhi-Duan Chen.** Taxonomy and biogeography of *Diapensia* (Diapensiaceae) based on chloroplast genome data // Journal of Systematics and Evolution, 2020. – Vol. 00, № 0. – P. 1–14. <https://doi.org/10.1111/jse.12597>
- Kozhevnikov A. E., Kozhevnikova Z. V., Myounghai Kwak, Byoung Yoon Lee.** Illustrated flora of the Primorsky territory (Russian Far East). – National Institute of Biological Resources, Incheon, 2019. – P. 406.