

СТРУКТУРНО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CARDAMINOPSIS GEMMIFERA* (BRASSICACEAE) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

Т.А. Безделева

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

Детально описывается жизненная форма *Cardaminopsis gemmifera* (Matsum.) Berkut. в южной части Приморского края. У вида впервые для дальневосточной флоры выявлена необычная биологическая особенность: побеги, прямостоячие в период цветения, с началом плодоношения полегают и укореняются в узлах, особенно в области соцветия. В местах укоренения образуются розетки. Жизненную форму *C. gemmifera* можно определить как зимнезелёный короткокорневищно-кистекарневой симподиально нарастающий травянистый поликарпик с полурозеточным дициклическим монокарпическим побегом, полегающим в период плодоношения и формирующим дочерние розеточные побеги в зоне соцветия. Жизненная форма характеризуется интенсивным вегетативным возобновлением, что можно рассматривать как адаптацию растений к муссонному климату и позволяет считать вид высокоспециализированным.

Ключевые слова: *Cardaminopsis gemmifera*, Brassicaceae, жизненная форма, розеточный побег, адаптация, Приморский край, Дальний Восток России

STRUCTURAL AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF *CARDAMINOPSIS GEMMIFERA* (BRASSICACEAE) IN THE PRIMORYE TERRITORY (RUSSIAN FAR EAST)

T.A. Bezdeleva

Botanical Garden-Institute, FEB RAS, Vladivostok, Russia

The life form of *Cardaminopsis gemmifera* (Matsum.) Berkut. from the south of Primorye Territory is described in detail. The plant is a typical species of the wet plots in floodplain forests, along the brooks in shady places. For the first time the unusual phenomenon in *C. gemmifera* was revealed: its shoots, being straight during flowering, are lying when fruiting, they root in the nodes, even in nodes of inflorescence, and develop the rosette shoots in the nodes. Moreover, the

rosette shoots mostly develop in the inflorescence. The life form of *C. gemmifera* can be determined as follows: wintergreen short rhizomatous – racemose rooting species, sympodially growing, herbaceous polycarpic with a semi-rosette dicyclic monocarpic shoot lying when fruiting and forming the daughter rosette shoots in the inflorescence. It is a highly specialized life form characterizing by intensive vegetative propagation. Taking into consideration the *C. gemmifera* original life form, its specific biological characteristics resulting, most likely, from the adaptation to monsoon climate, as well as the diploid chromosome number ($2n = 16$), it can be considered as a highly specialized taxon.

Key words: *Cardaminopsis gemmifera*, Brassicaceae, fertile shoot, rosette shoot, life form, adaptation, chromosome number, Primorye Territory, Russian Far East

В роде *Cardaminopsis* Hayek¹, насчитывается примерно 10–13 видов, распространённых в арктических и умеренных широтах северного полушария. В пределах бывшего СССР отмечено 9 видов, из них на территории российского Дальнего Востока (РДВ) представлены три вида: *C. gemmifera* (Matsum.) Berkut., *C. lyrata* (L.) Hiitonen, *C. petraea* (L.) Hiitonen (Беркутнеко, 1988).

Cardaminopsis gemmifera (Matsum.) Berkut. (= *Arabidopsis gemmifera* (Matsum.) Kadota) – восточноазиатский вид, на российском Дальнем Востоке (РДВ) встречается в Корякском, Охотском, Камчатском, Уссурийском и Южно-Сахалинском флористических районах. За пределами РДВ вид распространён в Японии, на п-ове Корея и в Сев.-Вост. Китае.

В т. 3 издания «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» приводится морфологическое описание *C. gemmifera* (Беркутнеко, 1988: 101): «Растения до 40 см выс., голые или опушенные преимущественно в нижней части простыми и вильчатыми волосками. Стебли слабые, изогнутые, одиночные или в числе нескольких. Прикорневые листья округлые или с округлой конечной долей и 1–2 парами очень мелких боковых долей; стеблевые листья широколанцетные, часто зубчатые, в пазухах их нередко развиваются побеги. Чашелистики 2–2,5 мм дл. Лепестки белые, 5–6 мм дл. Плоды 10–20 мм дл. и 0,8–1 мм шир., косо вверх направленные, сплюснутые, слабо бугорчатые, голые, столбик около 1 мм дл. Семена около 1 мм дл., слабо окаймленные, у верхушки плода однорядные». Такое описание не дает полного представления

¹ В настоящее время многие систематики виды рода *Cardaminopsis* относят к роду *Arabidopsis* (O'Kane and Al-Shehbaz, 1997; Kadota, 2007; Novikova et al., 2016 и др.). Мы в данной статье используем название, под которым этот род приводится А.Н. Беркутнеко (1988), С.К. Черепановым (1995), а также в «Конспекте флоры Азиатской России» (2012).

об особенностях биоморфологии *C. gemmifera*. Сведения о структуре подземных органов, как и сведения о динамике роста и развития этого вида, отсутствуют.

Первоначально растение было описано как *Cardamine gemmifera* Matsum. (Matsamura, 1899). В первоописании указывается на то, что побеги у этого вида стелющиеся, корни многолетние, тонкие. Растения в процессе эволюции вырабатывают конкретные структурно-биологические адаптации к условиям среды обитания, а также характерные черты поведения в течение вегетационного периода. Исходя из этого, целью данной работы было изучение структурно-биологических особенностей жизненной формы и адаптаций к условиям среды обитания у *C. gemmifera*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили сборы растений в природе, в окрестностях г. Владивостока (в Надеждинском районе Приморского края) и на о-ве Русский (залив Петра Великого, Японское море), а также гербарий ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (VLA). При изучении и описании особей исследуемого вида использовалась методика И.Г. Серебрякова (1962, 1964) и его последователей (Дорохина, 1968; Степанов, 1968 и др.).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

По А.Б. Безделеву и Т.А. Безделевой (2006), *Cardaminopsis gemmifera* характеризуется в отношении жизненной формы как зимнезелёный многолетний травянистый короткокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным дициклическим побегом. Побег, развивающийся из почки возобновления, вначале нарастает плагиотропно и дает начало подземному гипогеогенному корневищу, а затем переходит к ортотропному росту и формируется надземный розеточный побег, который перезимовывает. Весной из апикальной меристемы розеточного побега развивается удлинённый годичный побег. Наряду с главным, часто развивается несколько побегов, выходящих из пазух розеточных листьев. Подземные органы вида представлены коротким корневищем и системой придаточных корней, что позволяет считать его короткокорневищно-кистеко корневым растением.

Cardaminopsis gemmifera является одним из типичных представителей флоры сырых и тенистых участков в пойменных лесах (ясеневники, ивняки) и задернованных галечников вдоль ручьёв. Известно, что



Рис. 1. Прямостоячие побеги *Cardaminopsis gemmifera* во время цветения
[Fig. 1. Straight shoot of *Cardaminopsis gemmifera* in period flowering]



Рис. 2. Стелющиеся побеги *Cardaminopsis gemmifera* в период плодоношения
[Fig. 2. Lying shoot of *Cardaminopsis gemmifera* in period fruiting]

структура жизненной формы, ритм развития и поведение всецело определяются экологическими условиями. При этом некоторые виды в разных экологических условиях формируют несколько жизненных форм – экобиоморф, различающихся по структуре надземных и подземных органов, а также по положению побегов относительно субстрата. Отклонения от типичной жизненной формы вида отражаются особенно заметно на структуре растений сырых местообитаний. Это чётко прослеживается на примере объекта нашего исследования – *C. gemmifera*.

Необычная биологическая особенность у *C. gemmifera* была отмечена Н.С. Пробатовой при сборе материала для кариологических исследований. Она заметила, что побеги, прямостоячие в стадии цветения вида (рис. 1), полегают в период плодоношения и укореняются в узлах, в том числе и в области соцветия (рис. 2).

Дальнейшие наблюдения в природе и просмотр гербария ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (VLA) показали, что условия обитания в местах повышенного увлажнения существенно отражаются на структурной организации и развитии растения в период вегетации. Выяснилось, что в период плодоношения побеги не только полегают и укореняются, но в их укорененных узлах дополнительно развиваются розеточные побеги. Особенно интересно то, что эти побеги формируются, в основном, в узлах оси соцветия (рис. 2), и реже – в пазухах листьев. В основании розеток развивается система тонких придаточных корней. В осенние месяцы полегшие материнские побеги полностью засыхают, а дочерние розеточные побеги, хотя и сохраняют ещё механическую связь с ними,

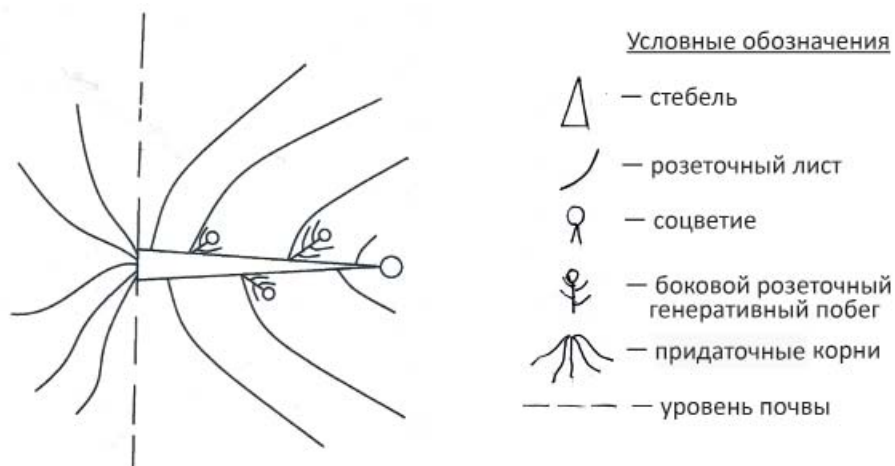


Рис. 3. Структура розеточного побега *Cardaminopsis gemmifera* в сентябре–октябре
[Fig. 3. Structure of rosette shoot of *Cardaminopsis gemmifera* in September–October]

получают воду и питательные вещества уже от своих корневых систем и листьев. В результате полегания и укоренения материнских побегов особь расширяет площадь произрастания.

Наиболее крупные розеточные побеги ветвятся, образуя боковые розеточные побеги. В верхушечных почках всех розеточных побегов, в том числе боковых розеток 2-го порядка, уже в октябре заложены соцветия, то есть все развившиеся из них побеги будут генеративными (рис. 3). После полного разрушения материнского побега на месте одной материнской особи образуется масса самостоятельных дочерних, которые все существуют автономно. Таким способом происходит вегетативное размножение *C. gemmifera*. Особи до полегания побегов – *моноцентрические* или *неявно полицентрические*, после их полегания и формирования многих дочерних укореняющихся розеточных побегов – *полицентрические*.

Y. Kadota (2007), описавший новый вид *Arabidopsis imezawana* Kadota из Японии, обратил внимание на тот факт, что у него формируются розетки в пазухах листьев и в области соцветия. При этом он считает этот вид одно-двулетним растением, характеризующимся вивипарией (живорождением). Однако *A. imezawana* нельзя считать живородящим, так как у него не формируются выводковые почки, и он не является одно-двулетним растением. По всей видимости, у *A. imezawana* так же, как у *C. gemmifera*, пазушные розеточные побеги укореняются, и после

распада материнской особи происходит вегетативное размножение. Возможно, при более детальном изучении цикла развития обоих видов в течение вегетационного периода они окажутся одним и тем же видом, так как легко прослеживается значимое сходство приводимых нами фотографий *C. gemmifera* и изображений растений в работе Y. Kadota, относящиеся к *Arabidopsis imezawana*.

Одновременно с формированием розеток на полегших побегах материнской особи, из почек возобновления в основании развиваются короткие подземные гипогеогенные корневища. На их верхушках образуются розеточные побеги, верхушечные почки которых на следующий год дадут начало удлинённым частям побегов, то есть для вида характерна симподиальная полурозеточная модель побегообразования (Серебрякова, Богомолова, 1984).

Образование розеток в области соцветия и их укоренение после полегания материнского побега отмечается и у некоторых других растений. Например, по данным Ю.В. Наулицева (1999), у *Dietes iridioides* (L.) Sweet ex Klatt (Iridaceae) вегетативные побеги в области соцветия образуются регулярно. Благодаря достаточно продолжительному росту осей соцветия после их полегания, они способны к укоренению.

По всей видимости, семенное размножение у видов, обитающих в условиях повышенного увлажнения, подавлено и компенсируется вегетативным. Особи вегетативного происхождения имеют развитую корневую систему и запас почек возобновления, что обеспечивает виду возможность жить и развиваться в условиях повышенного увлажнения.

Таким образом, проведённое исследование позволило нам уточнить ранее приводимое определение жизненной формы *C. gemmifera*: это зимнезелёный короткокорневищно-кистекарневой симподиально нарастающий травянистый поликарпик с полурозеточным дициклическим монокарпическим побегом; дополнение – с побегом, полегающим в период плодоношения и формирующим дочерние розеточные побеги в области соцветия. В этом отношении вид является уникальным среди представителей флоры РДВ.

Два других вида *Cardaminopsis* – *C. lyrata* и *C. petraea* – не способны размножаться таким способом. Эти виды обитают на скалах, мелкоземистых склонах и галечниках. Ортотропные побеги растений не меняют своего положения в течение всего вегетационного сезона. Стелющиеся и ползучие побеги формируются у видов, произрастающих в сырых местообитаниях. Именно таким видом и является *C. gemmifera*.

На юге Приморского края у растений *C. gemmifera* был выявлен диплоидный набор хромосом ($2x$) в обеих исследованных популяциях:

- $2n=16$ (Пробатова и др., 2006): Приморский край, Надеждинский р-н, окр. пос. Таёжное, близ дачного кооператива «Альбатрос», сырой долинный ивняк, 21 V 1995, № 7183, Н.С. Пробатова, В.П. Селедец (VLA).
- $2n=16$ (Probatova et al., 2008): залив Петра Великого, о-в Русский, 3 км к юго-востоку от горы Главная, долинный ясеневник, по ручью, 17 X 1998, № 7725, Н.С. Пробатова, В.П. Селедец (VLA).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биологические особенности и оригинальность жизненной формы *Cardaminopsis gemmifera* заключаются в полегании во время плодоношения материнских побегов с последующим укоренением в узлах и формированием розеточных дочерних побегов, что способствует интенсивному вегетативному размножению растений. При этом преобладает укоренение в области соцветия. Специфические структурные и биологические особенности *C. gemmifera*, сформировавшиеся в процессе эволюции как адаптация к условиям дальневосточного муссонного климата, позволяют считать этот вид высокоспециализированным.

ЛИТЕРАТУРА

- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
- Беркутенко А.Н. Сем. Капустовые, или крестоцветные – Brassicaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 38–115.
- Дорохина Л.Н. Жизненные формы и эволюционные отношения в подроде *Dracunculus* Bess. рода *Artemisia* L. // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 77–89.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения / Ред. Л.И. Малышев. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.
- Наулищев Ю.В. О некоторых вариантах вегетативного размножения и их роли в разных группах сем. Iridaceae Juss. // Труды VI междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999. С. 149–150.
- Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Шатохина А.В., Баркалов В.Ю., Крюкова М.В., Цыренова Д.Ю. Числа хромосом для видов флоры Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 5. С. 785–804.

- Серебряков И.Г.** Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146–205.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В.** Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (Violaceae) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 6. С. 729–741.
- Степанов Б.П.** Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 5. С. 98–113.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. С-П.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Kadota Y.** *Arabidopsis umezawana* (Brassicaceae) a new species from Mt. Rishizan, Rishiri Island, Hokkaido, Northern Japan // J. Jap. Bot. 2007. Vol. 82, № 4. P. 232–237.
- Matsumura J.** Notulae ad plantas asiaticae orientales // Bot. Mag. (Tokyo). 1899. Vol. 13. P. 49–52.
- Novikova P.Yu., Hohmann N., Nizhynska V., Tsuchimatsu T., Ali J. et al.** Sequencing of the genus *Arabidopsis* identifies a complex history of nonbifurcating speciation and abundant trans-specific polymorphism // Nat. Genet. 2016. Vol. 48, N 9. P. 1077–1082.
- O’Kane Jr., S.L., Al-Shehbaz I.A.** A synopsis of *Arabidopsis* (Brassicaceae). Nov. 1997. Vol. 7, N 3. P. 323–327.
- Probatova N.S., Seledets V. P., Rudyka E.G.** IAPT/IOPB chromosome data 5 (K. Marhold, ed.) // Taxon. 2008. Vol. 57, iss. 2. P. 558–562, E: 16–24.